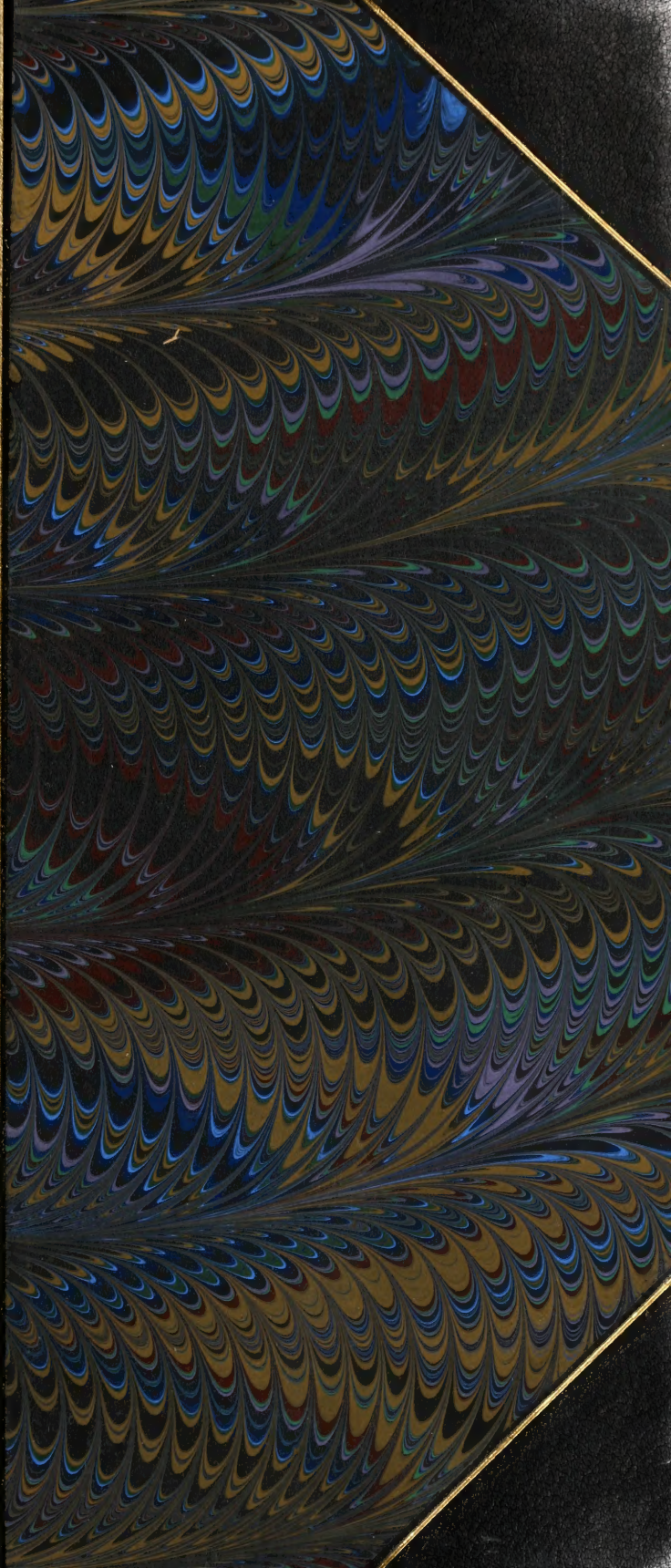


MARINE BIOLOGICAL LABORATORY
LIBRARY
MASS.

TRAITÉ
D'EMBRYOLOGIE
ET
D'ORGANOGÉNIE
COMPARÉES

AVIS DES ÉDITEURS

Les treize premiers chapitres du tome II du *Traité d'embryologie et d'organogénie* de Fr.-M. Balfour terminent l'embryologie systématique et ont été traduits par M. H.-A. Robin. Après la mort de ce jeune et distingué savant, enlevé à sa famille et à la science à l'âge de 26 ans (18 janvier 1884), le travail de traduction et d'annotation a été confié à M. F. Mocquard, docteur en médecine et docteur ès sciences, aide-naturaliste au Muséum d'histoire naturelle, qui a traduit l'organogénie.

PUBLICATIONS DE M. MOCQUARD

Sur la docimasie pulmonaire et sur un caractère de respiration chez les nouveau-nés, tiré des gaz contenus dans les poumons (*Thèse inaugurale*. Paris, 1873, n° 29).

Sur l'armature stomacale du *Birgus latro* (*Annales des sciences naturelles*, 6e série, t. XIII, art. 3).

Sur les ampoules pyloriques des Crustacés podophthalmaires (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. XCIV, 1882, p. 1208).

Sur les solutions de continuité qui se produisent, au moment de la mue, dans le système apodémien des Crustacés décapodes (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. XCVI, 1883, p. 204).

Sur un nerf cardiaque naissant des ganglions cérébroïdes chez la Langouste (*Bulletin de la Société philomatique*, 7e série, t. VII, p. 55).

Recherches anatomiques sur l'estomac des Crustacés podophthalmaires (*Annales des sciences naturelles*, 6e série, t. XVI, art. 1).

CORBEIL. — TYP. ET STÉR. CRÉTÉ.

591.3
B19

TRAITÉ D'EMBRYOLOGIE ET D'ORGANOGÉNIE COMPARÉES

PAR

Francis M. BALFOUR
PROFESSEUR DE MORPHOLOGIE ANIMALE A L'UNIVERSITÉ DE CAMBRIDGE,
MEMBRE DE LA SOCIÉTÉ ROYALE DE LONDRES

TRADUIT AVEC L'AUTORISATION DE L'AUTEUR ET ANNOTÉ

PAR MM.

H.-A. ROBIN
Docteur ès sciences
Préparateur à la Faculté des sciences
de Paris.

F. MOCQUARD
Docteur ès sciences
Aide-naturaliste au Muséum
d'Histoire naturelle.

TOME SECOND

EMBRYOLOGIE DES VERTÉBRÉS. — ORGANOGÉNIE.

Avec 444 figures intercalées dans le texte.

PARIS
LIBRAIRIE J.-B. BAILLIÈRE ET FILS
19, rue Hautefeuille, près du boulevard Saint-Germain

1885

PRÉFACE

DU SECOND VOLUME.

Ce volume termine mon *Traite d'embryologie comparée*. Les dix premiers chapitres traitent du développement des Chordata. Ils sont suivis de trois chapitres comparatifs qui complètent la partie de l'ouvrage consacrée à l'embryologie systématique. Le reste du *Traité*, à partir du quatorzième chapitre, a pour objet l'organogénie. Pour des raisons énumérées dans l'introduction à cette partie de l'ouvrage, l'organogénie des Chordata a été traitée avec beaucoup plus de développement que celle des autres groupes de Métazoaires.

J'ai vérifié moi-même directement une partie considérable des faits mentionnés dans le présent volume, de sorte qu'il est basé, beaucoup plus complètement que le premier, sur mes recherches personnelles.

Le laborieux travail qu'a exigé la composition de ce volume m'a été rendu beaucoup plus facile, grâce au concours de mes amis et de mes élèves. Sans leur collaboration, un grand nombre de points controversés, que j'ai été à même d'étudier pendant la préparation de l'ouvrage, n'auraient pu être abordés.

Je dois des remercîments particuliers à M. Sedgwick, qui a non seulement consacré beaucoup de temps et de travail à la correction des épreuves, mais qui m'a aidé de bien d'autres manières.

Le Dr Allen Thomson et le professeur Kleinenberg, de Messine, se sont chargés de la tâche ingrate de revoir toutes les épreuves, et ils y ont joint des remarques qui m'ont été très précieuses. Je dois aussi beaucoup aux professeurs Parker, Turner et Bridge, pour leurs suggestions sur quelques chapitres particuliers de l'ouvrage.

F.-M. Balfour.

TABLE DES MATIÈRES

DU TOME SECOND.

PRÉFACE DE L'AUTEUR V

CHAPITRE I.

CÉPHALOCHORDA 2-8

Segmentation et formation des feuillets germinatifs, 2-3. — Système nerveux central, 4-5. — Mésoblaste, 5. — Description générale de la larve, 6-7.

CHAPITRE II.

UROCHORDA 9-39

Ascidies solitaires, 9-20. — Développement de l'embryon, 9-14. — Accroissement et structure de la larve, 14-17. — Métamorphose régressive de la larve, 17-20. — *Sedentaria*, 21. — *Natantia*, 21-25. — *Doliolidæ*, 25-26. — *Salpidæ*, 26-33. — *Appendicularia*, 33. — Métagenèse, 33-38.

CHAPITRE III.

ÉLASMOBRANCHES 40-63

Segmentation et formation des feuillets germinatifs, 40-45. — Épiblaste, 45-46. — Mésoblaste, 47-50. — Hypoblaste et notochorde, 50-53. — Caractères généraux de l'embryon aux stades successifs, 53-60. — Sac vitellin, 60-63.

CHAPITRE IV.

TÉLÉOSTÉENS 64-78

Segmentation et formation des feuillets germinatifs, 64-68. — Histoire générale des feuillets, 68-71. — Développement général de l'embryon, 72-77.

CHAPITRE V.

CYCLOSTOMES 79-95

Segmentation et formation des feuillets germinatifs, 79-82. — Mésoblaste et notochorde, 82-83. — Histoire générale du développement, 83-92. — Métamorphose, 92-94. — Myxine, 94-95.

CHAPITRE VI.

GANOÏDES 96-112

Esturgeon, 96-104. — Segmentation et formation des feuillets, 96-98. — Développement général de l'embryon et de la larve, 99-104. — Lépidostée, 104-111. — Segmentation, 104-105. — Développement général de l'embryon et de la larve, 105-111. — Observations générales sur l'embryologie des Ganoïdes, 112.

28999

CHAPITRE VII.

Amphibiens 113-136

Ponte et fécondation, 113-114. — Formation des feuillets, 114-118. — Épiblaste, 118-120. — Mésoblaste et notochorde, 120-121. — Hypoblaste, 121-123. — Accroissement général de l'embryon, 123-135 : Anoures, 123-132 ; Urodèles, 132-135 ; Gymnophiones, 135.

CHAPITRE VIII.

Oiseaux 137-186

Segmentation et formation des feuillets, 137-156. — Histoire générale des feuillets germinatifs, 156-159. — Développement général de l'embryon, 159-173. — Membranes fœtales, 173-184. — Amnios, 173-178. — Allantoïde, 178-180. — Sac vitellin, 180-184.

CHAPITRE IX.

Reptiles 187-197

Lacertiens, 187-193. — Segmentation et formation des feuillets, 187-192. — Développement général de l'embryon, 192-193. — Membranes embryonnaires et sac vitellin, 193-194. — Ophidiens, 194-195. — Chéloniens, 195-196.

CHAPITRE X.

Mammifères 198-258

Segmentation et formation des feuillets germinatifs, 198-210. — Accroissement général de l'embryon, 210-215. — Membranes embryonnaires et sac vitellin, 215-221. — Histoire comparative des membranes fœtales des Mammifères, 221-243. — Histologie comparée du placenta, 243-245. — Évolution du placenta, 245-247. — Développement du Cochon d'Inde, 247-251. — L'embryon humain, 251-256.

CHAPITRE XI.

Comparaison de la formation des feuillets germinatifs et des premiers stades du développement chez les Vertébrés 259-290

Formation de la gastrula, 259-274. — Formation du mésoblaste et de la notochorde, 274-281. — L'épiblaste, 281-284. — Formation du système nerveux central, 282-284. — Formation des organes des sens spéciaux, 284. — Sommaire des organes les plus importants dérivés des trois feuillets germinatifs, 285-286. — Accroissement en longueur de l'embryon des Vertébrés, 286-289. — Origine de l'allantoïde et de l'amnios, 289.

CHAPITRE XII.

Observations sur la forme ancestrale des Chordata 291-307

Considérations générales, 291-295. — Le canal médullaire, 295-296. — Origine et nature de la bouche, 296-299. — La flexion crânienne, 300-301. — Intestin postanal et canal neurentérique, 301-303. — Cavité générale et somites mésoblastiques, 303. — La notochorde, 303-304. — Fentes branchiales, 304-305. — Phylogénie des Chordata, 305-307.

CHAPITRE XIII.

Conclusions générales 308-360

I. Mode de formation et homologies des feuillets germinatifs, 308-333. — Formation des feuillets germinatifs primaires, 309-310. — Invagination, 310-311. — Délamination, 311-314. — Signification phylogénétique de la délamination et de l'invagination, 314-320. — Homologie des feuillets germinatifs, 320-321. — Origine du mésoblaste, 321-333.

II. Formes larvaires ; leur nature, leur origine et leurs affinités, 333-356.

— Considérations préliminaires, 333-336. — Types de larves, 336-354. — Conclusions phylogénétiques, 354-355. — Conclusions générales et résumé, 355-356.

SECONDE PARTIE.

Organogénie.

INTRODUCTION 361-362

CHAPITRE XIV.

L'ÉPIDERME ET SES DÉRIVÉS 363-368

Formations épidermiques protectrices, 363-367. — Formations squelettiques dermiques, 367. — Glandes, 367.

CHAPITRE XV.

SYSTÈME NERVEUX 369-431

Origine du système nerveux, 369-374. — Système nerveux des Invertébrés, 375-382. — *Système nerveux central des Vertébrés*, 382-412. — Moelle épinière, 382-386. — Développement général de l'encéphale, 386-390. — Cerveau postérieur, 390-394. — Cerveau moyen, 394-395. — Développement général du cerveau antérieur, 395-396. — Thalamencéphale, 396-400. — Corps pituitaire, 401-403. — Hémisphères cérébraux, 403-409. — Lobes olfactifs, 409-410. — Conclusions générales sur le système nerveux central des Vertébrés, 410-412. — *Développement des nerfs crâniens et des nerfs spinaux*, 413-429. — Nerfs spinaux, 413-418. — Nerfs crâniens, 418-429. — *Système nerveux grand sympathique*, 429-431.

CHAPITRE XVI.

ORGANES DE LA VISION 432-470

Cœlentérés, 433. — Mollusques, 433-440. — Chétopodes, 440. — Chætognathes, 440. — Arthropodes, 440-445. — Vertébrés en général, 445-451. — Rétine, 451-453. — Nerf optique, 453. — Fissure choroïdienne, 453-454. — Cristallin, 454. — Corps vitré, 454-455. — Cornée, 455-457. — Humeur aqueuse, 457. — *Développement comparatif de l'œil des Vertébrés*, 457-465. — Œil de l'Ammocète, 458-459. — Vésicule optique, 459. — Cristallin, 459. — Cornée, 459-460. — Nerf optique et fissure choroïdienne, 460-465. — Iris et procès ciliaires, 465. — Organes accessoires de l'œil, 465-469. — Paupières, 465-466. — Glandes lacrymales, 466. — Conduit lacrymal, 466-467. — *Œil des Tuniciers*, 467-469. — Yeux accessoires des Vertébrés, 469-470.

CHAPITRE XVII.

ORGANE AUDITIF, ORGANE OLFACTIF ET ORGANES SENSORIELS DE LA LIGNE LATÉRALE. 471-498

Organes de l'audition, 471-488. — Structure générale des organes de l'audition, 471-472. — Organes auditifs des Cœlentérés, 472-474; des Mollusques, 474; des Crustacés, 474-475. — *Organes auditifs des Vertébrés*, 475-487. — Vésicule auditive, 475-482. — Organe de Corti, 482-485. — Organes accessoires de l'appareil auditif chez les Vertébrés terrestres, 485-487. — Organe auditif des Tuniciers, 487-488.

Organes de l'olfaction, 488-494. — **Organes sensoriels de la ligne latérale**, 494-498.

CHAPITRE XVIII.

NOTOCHORDE, COLONNE VERTÉBRALE, CÔTES ET STERNUM 499-518

Considérations préliminaires sur l'origine du squelette, 499-501. — Notochorde et sa gaîne cartilagineuse, 501-505. — Arcs et corps vertébraux, 505-513: Cyclostomes, 505; Elasmobranches, 505-508; Ganoïdes, 508; Téléostéens, 509; Amphibiens, 509-511; Reptiles, 512; Oiseaux, 512-513; Mammifères, 513-515. — Côtes, 515-517. — Sternum, 517-518.

CHAPITRE XIX.

Crane 519-548

Considérations préliminaires, 519-520. — Le **crâne cartilagineux**, 520. — Plaques parachordales et notochorde, 520-522. — Trabécules, 522-525. — **Capsules des sens**, 525-526. — **Squelette branchial**, 526-542. — **Structure générale**, 526-529. — *Arcs mandibulaire et hyoïdien*, 529-542 : Élasmobranches, 529-531 ; Téléostéens, 531-534 : Amphibiens, 534-539 ; Sauropsidiens, 539-540 ; Mammifères, 540-542. — **Os d'origine membraneuse et ossifications crâniennes**, 542-547. — Os d'origine membraneuse, 542-545. — Ossifications du crâne cartilagineux, 545-547. — Cartilages labiaux, 547-548.

CHAPITRE XX.

Ceintures thoracique et pelvienne, squelette des membres 549-571

Ceinture thoracique, 549-555 : Poissons, 549-551. — Amphibiens et Amniotes, 551-555 : Lacertiens, 552 ; Chéloniens, 552-553 ; Oiseaux, 553 ; Mammifères, 553-554 ; Amphibiens, 556-557.

Ceinture pelvienne, 555-558 : Poissons, 555-556. — Amphibiens et Amniotes, 556-558 : Amphibiens, 556-557 ; Lacertiens, 557 ; Oiseaux, 557 ; Mammifères, 557-558. — *Comparaison des ceintures thoracique et pelvienne*, 558.

Membres, 559-571. — Nageoire de Poisson (ichthyoptérygium), 559-567. — Chiroptérygium, 567-571.

CHAPITRE XXI.

Cavité générale, système vasculaire et glandes vasculaires 572-613

Cavité générale, 572-580. — Généralités, 572. — Chordata, 573-580. — Pores abdominaux, 575. — Cavité péricardique, cavités pleurales et diaphragme, 575-580.

Système vasculaire, 580-613. — Généralités, 580-581. — Le cœur, 581-591. — Système artériel, 591-597. — Système veineux, 597-610. — Système lymphatique et rate, 611. — Capsules surrénales, 611-613.

CHAPITRE XXII.

Système musculaire 614-625

Origine des cellules musculaires, 614. — *Système musculaire volontaire des Chordata*, 615-625. — Fibres musculaires, 615. — Système musculaire du tronc et des membres, 615-622. — Somites et système musculaire de la tête, 622-625.

CHAPITRE XXIII.

Organes excréteurs 626-681

Platyhelminthes, 626. — Mollusques, 627-628. — Bryozoaires, 628. — Brachiopodes, 628. — Chétopodes, 628-632. — Géphyriens, 632-633. — Discophores, 633-634. — Arthropodes, 634. — Nématodes, 634-635. — **Organes excréteurs et conduits génitaux des Crâniotes**, 635-678. — Généralités, 635. — Élasmobranches, 635-644. — Cyclostomes, 644-645. — Téléostéens, 645-647. — Ganoïdes, 648-650. — Dipnoïques, 650. — Amphibiens, 650-656. — Amniotes, 656-670. — **Conclusions générales et résumé**, 670-678. — Pronéphros, 670-671. — Mésonéphros, 671-674. — Conduits génitaux, 674-677. — Métanéphros, 677-678. — *Comparaison des organes excréteurs chez les Chordata et les Invertébrés*, 678-679.

CHAPITRE XXIV.

Organes sexuels et conduits génitaux 682-692

Organes sexuels, 682-688. — Porifères, 682. — Cœlentérés, 682-684. — Chétopodes et Géphyriens, 684. — Chætognathes, 684-685. — Bryozoaires, 685. — Nématodes, 686. — Insectes, 686. — Crustacés, 686. — Chordata, 686-688. — **Conduits génitaux**, 688-692.

CHAPITRE XXV.

TUBE DIGESTIF ET SES ANNEXES CHEZ LES CHORDATA..... 693-717

Mésentéron, 693-711. — Tige subnotochordale, 693-695. — Mésoblaste splanchnique et mésentère, 695-696. — *Segment respiratoire du mésentéron*, 696-704. — Corps thyroïde, 697-701. — Thymus, 701. — Vessie natatoire et poumons, 701-704. — *Segment moyen du mésentéron*, 704-708. — Cloaque, 704-705. — Intestin, 705-706. — Foie, 706-708. — Pancréas, 708. — *Segment postanal du mésentéron*, 709-711.

Stomodæum, 711-715. — Développement comparatif de la cavité buccale, 712-713. — Dents, 713-715.

Proctodæum, 715.

Bibliographie générale, 718.

FIN DE LA TABLE DES MATIÈRES DU TOME SECOND.

TRAITÉ
D'EMBRYOLOGIE
COMPARÉE

CHORDATA

L'histoire du développement des Chordata a été étudiée beaucoup plus complètement que celle d'aucun des groupes considérés jusqu'ici, et les résultats obtenus sont d'un intérêt frappant et d'une importance capitale.

On peut reconnaître dans le groupe des Chordata trois subdivisions principales :

Les Céphalochorda comprenant le seul genre *Amphioxus ;*

Les Urochorda ou Tuniciers ;

Et les Vertébrés (1).

Les représentants du second et probablement du premier de ces groupes ont subi une dégradation, mais cependant le développement des représentants du premier groupe spécialement est moins modifié que celui des autres Chordata.

(1) Le terme *Vertébrés* tel qu'il est employé d'ordinaire comprend les Céphalochorda. Il est sous beaucoup de rapports avantageux de ne l'appliquer qu'aux formes qui ont au moins quelques indications de vertèbres, restriction qui a en outre l'avantage de lui rendre ses limites originelles. Dans le premier volume de cet ouvrage le nom de Craniotes a été appliqué aux formes que je désignerai maintenant sous celui de Vertébrés.

CHAPITRE PREMIER

CEPHALOCHORDA

Notre connaissance du développement de l'*Amphioxus* est surtout due à Kowalevsky (nos 1 et 2). Les œufs arrivés à maturité paraissent tomber dans la cavité branchiale ou atriale et de là passer par les fentes branchiales dans le pharynx et par la bouche à l'extérieur (Kowalevsky, n° 1 ; Marshall, n° 5).

Lorqu'il est pondu, l'œuf a environ 0mm,105 de diamètre. Il est entou-

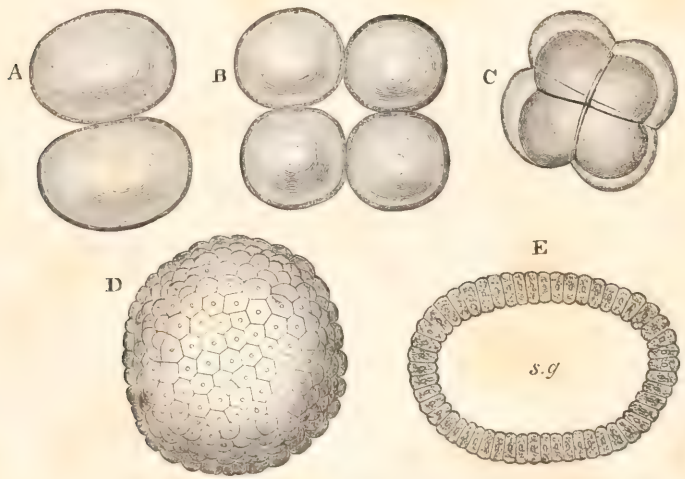


Fig. 1. — Segmentation de l'œuf de l'*Amphioxus* (emprunté à Kowalevsky) (*).

ré d'une membrane délicate et est rendu un peu opaque par la présence de granulations vitellines qui sont cependant distribuées d'une manière uniforme dans toute sa substance et proportionnellement moins abondantes que dans les œufs de la plupart des Chordata. La fécondation est externe et la segmentation presque régulière (fig. 1).

(*) A, stade à deux segments égaux.
B, stade à quatre segments égaux.
C, stade après la division des quatre segments en huit segments égaux par un sillon équatorial.
D, stade où une seule couche de cellules entoure une cavité de segmentation centrale.
E, stade un peu plus avancé en coupe optique.
s.g, cavité de segmentation.

Une petite cavité de segmentation se montre dès le stade à quatre segments et s'accroît pendant le reste de la segmentation, jusqu'à ce que à la fin (fig. 1 E) l'embryon ait la constitution d'une blastosphère formée d'une seule couche de cellules entourant une vaste cavité de segmentation. Puis un côté de la blastosphère s'invagine, et durant le processus l'embryon se couvre de cils et commence à entrer en rotation. Les cellules de la région invaginée deviennent graduellement plus columnaires que les autres cellules et constituent l'hypoblaste; ainsi s'établit une différence de structure entre l'épiblaste et l'hypoblaste. Dans le cours de l'invagination, la cavité de segmentation s'oblitère peu à peu, et l'embryon prend d'abord la forme d'une coupe avec un large blastopore, mais s'allonge bientôt pendant que la communication de l'archentéron ou cavité d'invagination

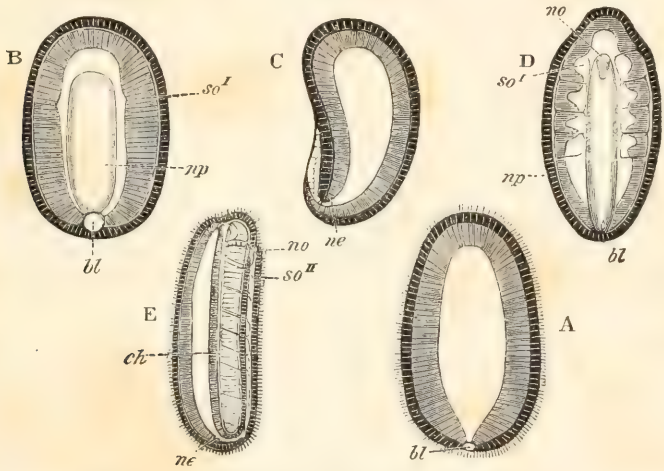


Fig. 2. — Embryons d'*Amphioxus* (d'après Kowalevsky).
Les parties teintées en noir avec lignes blanches sont épiblastiques, les parties ombrées hypoblastiques (*).

avec l'extérieur se réduit à un blastopore étroit (fig. 2 A) placé au pôle du grand axe que la suite du développement montre être l'*extrémité postérieure de l'embryon*. Le blastopore est souvent désigné chez les Chordata sous le nom d'*anus de Rusconi*. Avant que l'invagination ne soit achevée, la larve se dégage de l'enveloppe de l'œuf et commence à mener une existence libre.

Jusqu'à ce stade, la larve, quoique ayant pris une forme cylindrique

(*) A, stade gastrula vu en coupe optique.

B, stade un peu plus avancé après la différenciation de la plaque neurale (*np*) vu par transparence par la face dorsale.

C, vue de profil d'une larve plus âgée en coupe optique.

D, vue dorsale d'une larve plus âgée avec le canal neural complètement clos à l'exception d'un pore étroit en avant.

E larve plus âgée vue de profil par transparence. — *bl*, blastopore (qui en B devient le canal neurentérique). — *ne*, canal neurentérique. — *np*, plaque neurale ou médullaire. — *no*, orifice antérieur du canal neural. — *ch*, notochorde. — *so* I, *so* II, premier et second somites mésoblastiques.

allongée, a la structure d'une simple gastrula à deux feuillets, mais les transformations qui suivent amènent d'une part la formation du système nerveux central, de l'autre la formation de la notochorde et des somites mésoblastiques (1). La première formation dérive de l'épiblaste et les deux autres de l'hypoblaste.

La formation du système nerveux central commence par l'aplatissement de la face dorsale de l'embryon. L'aire aplatie forme une plaque (fig. 2 B et fig. 3 A, *np*) qui s'étend en arrière jusqu'au blastopore, lequel pendant ce temps est venu se placer à la face dorsale. Les côtés de la plaque se soulèvent en deux replis qui sont le plus saillants en arrière et se rejoignent derrière le blastopore, mais s'atténuent insensiblement en avant. Les deux replis s'unissent ensuite du côté dorsal de façon à transformer la gouttière qui les séparait en un canal (2), le *canal neural* ou *médullaire*. Ils s'unissent d'abord au-dessus du blastopore et leur ligne de jonction s'étend en avant à partir de ce point (fig. 2 C, D, E). Ainsi se forme un tube sur le plancher duquel le blastopore s'ouvre en arrière et qui lui-même est ouvert en avant. Enfin le canal médullaire se constitue dans toute la longueur de l'embryon. L'orifice antérieur persiste cependant quelque temps. La communication entre les cavités neurale et digestive est interrompue lors de l'apparition de la nageoire caudale et de la formation de l'anus. Le canal neural s'étend alors au côté ventral en passant en arrière de l'extrémité de la notochorde, mais se rétracte ensuite au côté dorsal et se termine en une légère dilatation.

Dans la formation du canal médullaire, deux points méritent d'être notés : sa connexion avec le blastopore et les relations de ses parois avec l'épiblaste adjacent. Pour ce qui est du premier, il est évident que le fait de l'ouverture du blastopore sur le plancher du canal neural détermine l'existence d'une communication libre entre l'archentéron ou cavité gastrulaire et le canal neural, et que tant que le pore antérieur du canal neural reste ouvert, l'archentéron communique indirectement avec l'extérieur (voy. fig. 2 E). Il ne faut cependant pas supposer (comme l'ont fait quelques embryologistes) que le pore de l'extrémité antérieure du canal neural représente le blastopore reporté en avant. Il est même probable que ce que Kowalevsky décrit comme le déplacement du blastopore vers le côté dorsal est en réalité le commencement de la formation du canal neural dont les parois sont en continuité avec les lèvres du blastopore. Cette interprétation est confirmée par le fait que, à une période plus avancée, lorsque le canal neural et le tube digestif sont séparés, le canal neural s'étend autour de l'extrémité postérieure de la notochorde vers la face ven-

(1) J'appelle somites mésoblastiques les *protovertèbres* de la plupart des embryologistes.

(2) On trouvera plus loin les détails du processus.

trale. La communication embryonnaire entre le canal neural et le tube digestif se retrouve chez la plupart des Chordata, et le canal qui les relie sera appelé *canal neurentérique*. Quant au second point, il est à noter que l'Amphioxus fait exception parmi les Chordata en ce que, avant la fermeture de la gouttière neurale, la couche de cellules qui formera le canal neural se sépare complètement de l'épiblaste adjacent (fig. 3 A) et constitue une formation que l'on peut appeler *plaque médullaire*, et que dans la fermeture du canal neural, l'épiblaste des côtés forme une couche continue au-dessus de cette plaque avant que la plaque elle-même se replie en un canal clos. Les figures 3 B et C feront aisément comprendre cette particularité.

La formation des somites mésoblastiques commence à peu près en même temps que celle du canal neural par l'apparition d'une paire de diverticules creux des parois de l'archentéron. Ces diverticules, qui sont représentés en vue de face dans les fig. 2 B et D, *so* et en coupe

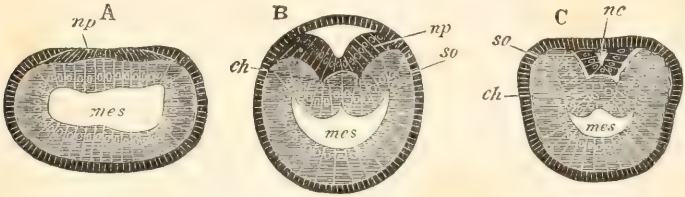


Fig. 3. — Coupes de l'embryon de l'*Amphioxus* à trois stades (d'après Kowalevsky) (*).

dans les fig. 3 B et C, *so* apparaissent près de l'extrémité antérieure du corps et peu à peu s'étendent en arrière comme deux expansions aliformes de la cavité archentérique. Pendant leur extension en arrière, leur portion dorsale est divisée par des étranglements transversaux en corps cubiques (fig. 2 D et E) qui, à l'exception du premier, cessent bientôt de communiquer avec ce que l'on peut maintenant appeler le mésentéron, et forment les somites mésoblastiques. Chaque somite mésoblastique après sa séparation du mésentéron est constitué par deux lames, une interne splanchnique et une externe somatique séparées par une cavité qui était originellement en continuité avec le mésentéron. Enfin les portions dorsales des diverticules se séparent des portions ventrales et forment les *plaques musculaires*, pendant que leurs cavités s'atrophient. La cavité de la portion ventrale qui n'est pas divisée en segments séparés par les étranglements qui viennent d'être décrits, persiste et forme la cavité générale définitive. La portion ventrale de la lame interne des diverticules mésoblastiques donne nais-

(*) A, stade gastrula.
B, coupe d'un embryon un peu plus jeune que celui représenté dans la figure 2 D.
C, coupe de la partie antérieure d'un embryon au stade représenté dans la figure 2 F.
np, plaque neurale. — *nc*, canal neural. — *mes*, archentéron en A et B, mésentéron en C. — *ch*, notochorde. — *so*, somite mésoblastique.

sance aux couches musculaire et conjonctive du tube digestif, et la portion dorsale à une partie du système des muscles volontaires. Le somite mésoblastique antérieur conserve longtemps sa communication avec le mésentéron et a été décrit par Max Schultze et aussi d'abord par Kowalevsky, comme un organe glandulaire. Pendant la formation des somites mésoblastiques, la paroi dorsale du mésentéron développe un repli longitudinal médian (fig. 3 B, *ch*) qui peu à peu s'isole d'avant en arrière en une tige (fig. 3 C, *ch*) sous-jacente au système nerveux central. Cette tige est la *notochorde*. Après la séparation de ces parties, le reste de l'hypoblaste forme la paroi du mésentéron.

Avec la formation du système nerveux central, des somites mésoblastiques, de la notochorde et du tube digestif, les principaux systèmes d'organes sont constitués et il ne reste qu'à décrire rapidement les changements de forme généraux qui accompagnent le passage de la larve à l'adulte. Dans une larve âgée seulement de vingt-quatre heures, il existe environ dix-sept somites mésoblastiques. Le corps, pendant la période de leur formation, reste cylindrique, mais peu après s'atténue en pointe aux deux extrémités, et la nageoire caudale fait son apparition. Les fins cils qui couvrent la larve sont aussi remplacés par de longs cils, un sur chaque cellule. Le mésentéron est encore complètement clos, mais sur le côté droit du corps, au niveau de l'extrémité antérieure du mésentéron, l'hypoblaste et l'épiblaste se soudent et une perforation se forme à leur point de contact et devient la bouche. L'anus se forme probablement vers la même époque sinon un peu plus tôt (1).

Parmi les changements ultérieurs, les deux plus importants sont la formation des fentes branchiales ou viscérales et la formation de la cavité péribranchiale ou atriale.

La formation des fentes branchiales d'après la description de Kowalevsky est si singulière, que l'on est presque porté à supposer que ses observations ont été faites sur des sujets pathologiques. Voici sa description. Peu après la formation de la bouche, l'épiblaste et l'hypoblaste entrent en coalescence sur la ligne médiane ventrale. En ce point se forme un orifice, et ainsi s'établit une fente branchiale qui passe au côté gauche, c'est-à-dire au côté opposé à la bouche. Une seconde et probablement une troisième fentes se forment de la même manière. Les stades qui suivent immédiatement n'ont pas été observés, mais au premier stade plus avancé il y avait déjà douze fentes, non plus cependant sur le côté gauche, mais sur la ligne médiane ventrale. Puis il apparaît sur le côté opposé à la bouche, le même par consé-

(1) La position latérale de la bouche dans l'embryon de l'*Amphioxus* a été considérée comme prouvant que la bouche représente une fente branchiale; mais l'asymétrie générale des organes est telle qu'on ne peut, à mon avis, guère s'appuyer sur la position de la bouche.

quent que celui occupé originellement par les trois premières fentes, une série de nouvelles fentes, qui par leur accroissement repoussent les fentes originelles sur le même côté que la bouche. Chacune des nouvelles fentes se divise en deux qui forment les fentes permanentes de leur côté.

Les fentes branchiales s'ouvrent d'abord librement à l'extérieur ; mais pendant leur formation, deux replis latéraux de la paroi du corps renfermant un prolongement de la cavité générale font leur apparition (fig. 4 A), s'étendent vers le bas au-dessus des fentes branchiales et enfin se rencontrent et se soudent sur la ligne médiane ventrale laissant une large cavité entre elles et la paroi du corps. Dans cette cavité

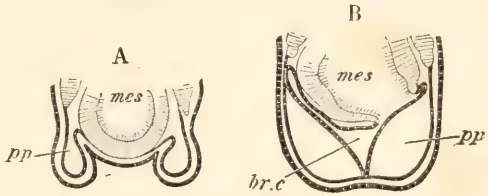


Fig. . — Coupes de deux embryons avancés d'*Amphioxus* pour montrer la formation de la cavité péribranchiale (d'après Kowalevsky) (*).

qui est tapissée par l'épiblaste, s'ouvrent les fentes branchiales (fig. 4 B, *br. c*). Cette cavité, qui forme une véritable cavité péribranchiale, est complètement fermée en avant, mais comme les replis qui la forment ne se soudent pas complètement en arrière, elle reste en communication avec l'extérieur par un orifice appelé pore atrial ou abdominal.

Le système vasculaire de l'*Amphioxus* fait son apparition à peu près au même stade que la première fente viscérale (1).

(1) Hatschek (*a*) a repris récemment l'étude du développement de l'*Amphioxus ;* la description qu'il en donne s'écarte de celle de Kowalevsky sur certains points dont voici les plus importants.

La segmentation est inégale et analogue à celle de la Grenouille ou de la Lamproie. L'œuf dans lequel on peut distinguer un pôle animal indiqué par la présence des cellules polaires et un pôle végétatif se divise d'abord suivant deux plans méridiens perpendiculaires en quatre segments égaux ; puis un plan équatorial plus rapproché du pôle animal que du pôle végétatif les divise en quatre gros et quatre petits segments. Les premiers se divisent plus rapidement et la segmentation aboutit à la formation d'une blastosphère dont les deux tiers supérieurs sont formés par de petites cellules épiblastiques et le tiers inférieur par de grosses cellules hypoblastiques. Celles-ci s'invaginent pour former la gastrula. Le blastopore est allongé et se ferme d'avant en arrière ; la gastrula est dès l'origine bilatéralement symétrique.

Les deux replis longitudinaux de l'archentéron qui donnent naissance au mésoblaste se terminent en arrière au blastopore dans deux grosses cellules qu'Hatschek appelle cellules polaires du mésoblaste et qui ne sont pas sans analogie, au moins par leur

(*a*) B. Hatschek, Studien ueber Entwicklung des *Amphioxus* (Claus, *Arbeiten, zool. Inst. Wien* IV, 1881.

(*) En A, on voit deux replis de la paroi du corps renfermant un prolongement de la cavité générale. — En B, les deux replis se sont soudés sur la face ventrale formant une cavité dans laquelle s'ouvre une fente branchiale.

mes, mésentéron. — *br.c*, cavité branchiale. — *pp*, cavité générale.

(1) A. Kowalevsky. Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus* (*Mém. Acad. impér. des Sciences de Saint-Pétersbourg*, 7e sér., XI. 1867).

(2) A. Kowalevsky. Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus* (*Archiv f. mikr. Anat.*, XIII. 1877).

(3) Leuckart u. Pagenstecher. Untersuchungen über niedere Seethiere (*Müller's Archiv.* 1858).

(4) Max Schultze. Beobachtung junger Exemplare von *Amphioxus* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, III. 1851).

(5) A. M. Marshall. On the mode of Oviposition of *Amphioxus* (*Journ. of Anat. and Phys.*, X. 1876).

situation, avec les initiales du mésoblaste des Chétopodes, etc. Les replis mésoblastiques se divisent d'avant en arrière en somites mésoblastiques ou segments primitifs qui cessent bientôt de communiquer avec l'archentéron ; limités primitivement à la région dorsale ils s'étendent peu à peu vers la face ventrale où ils finissent par se rejoindre sur la ligne médiane au-dessous du tube digestif. Les dissépiments qui les séparent persistent jusque-là et se résorbent ensuite. La partie de la paroi des somites mésoblastiques adjacente à la notochorde forme seule les muscles latéraux, les autres parties prennent un caractère épithélioïde aplati et donnent naissance au vaisseau ventral, etc. Il est à remarquer que le développement des somites mésoblastiques est asymétrique.

La bouche se forme sur le côté gauche et son apparition est précédée par un épaississement discoïdal de l'épiblaste qui lui forme plus tard une lèvre. Au contraire la première fente branchiale s'ouvre au centre d'un épaississement de l'hypoblaste (*Trad.*).

CHAPITRE II

UROCHORDA (TUNICIERS) (1)

Chez les Ascidies solitaires à l'exception des *Cynthia*, les œufs sont en général pondus et la fécondation s'effectue quelquefois avant et quelquefois après que les œufs ont quitté la cavité atriale. Chez les *Cynthia* et la plupart des Caducichordes, le développement s'effectue dans le corps du parent, et chez les Salpides, une connexion vasculaire s'établit entre le parent et le fœtus unique constituant une formation physiologiquement comparable au placenta des Mammifères.

Ascidies solitaires. — Le développement des Ascidies simples a été plus complètement étudié que celui des autres groupes et paraît en outre être le moins modifié. Sa connaissance est en grande partie due aux recherches de Kowalevsky (n°s 18 et 20) dont les descriptions sont en général suivies ici. Leur exactitude me paraît établie, malgré le scepticisme qu'elles ont rencontré de quelques côtés, par l'étroitesse de leur ressemblance avec les phénomènes du développement de l'*Amphioxus*.

Le type le plus complètement étudié par Kowalevsky est l'*Ascidia* (*Phallusia*) *mamillata*, et la description qui suit s'applique plus particulièrement à ce type.

La segmentation est complète et régulière. Une petite cavité de segmentation apparaît d'assez bonne heure et est entourée, d'après Kowalevsky, d'une seule couche de cellules, mais sur ce point Kupffer (n° 27) et Giard (n° 11) diffèrent de lui.

La segmentation est suivie par une invagination à peu près semblable à celle de l'*Amphioxus*. La blastosphère qui résulte de la segmentation s'aplatit d'abord sur un côté, et les cellules du côté aplati deviennent plus columnaires (fig. 8 I). Bientôt l'embryon prend la forme

(1) **I. Caducichordes.**

- A. Simples { *a.* Solitaires : *Ascidia.* / *b.* Sociales : *Clavellina.*
- B. Composées { *a.* Sédentaires : *Botryllus.* / *b.* Nageuses : *Pyrosoma.*
- C. Consertes { *a.* Salpides. / *b.* Doliolides.

II. Pérennichordes : *Appendicularia.*

d'une coupe dont la concavité est tapissée par les cellules plus columnaires. Puis l'orifice de la coupe ou blastopore se rétrécit pendant qu'en même temps l'embryon devient ovoïde. Le blastopore n'est pas situé tout à fait à l'un des pôles de l'ovoïde, mais dans une position que la suite du développement montre *être sur le côté dorsal, près de l'extrémité postérieure de l'embryon.* Le grand axe de l'ovoïde correspond au grand axe de l'embryon. A ce stade l'embryon consiste en deux feuillets, un hypoblaste columnaire tapissant la cavité centrale ou l'archentéron et un feuillet épiblastique plus mince. Le côté dorsal de l'embryon s'aplatit ensuite (fig. 8 II) et l'épiblaste qui le couvre montre bientôt un sillon axial qui s'étend du blastopore jusque près de l'extrémité antérieure du corps (fig. 5, *mg*). C'est le sillon médullaire, qui bientôt se transforme en un tube clos, le canal médullaire ou neural, sous le tégument externe (fig. 6, *n. c*). La fermeture du sillon s'effectue par la rencontre et la coalescence dorsale des replis qui le limitent. Les replis médullaires originels se rejoignent en arrière du blastopore, de sorte que le blastopore est situé sur le plancher du sillon médullaire et lorsque le sillon se transforme en un canal, le blastopore met le canal en rapport avec la cavité archentérique et forme un court canal neurentérique. La fermeture du canal médullaire commence au blastopore et de là se continue en avant, l'extrémité antérieure du canal restant ouverte. Ces dispositions sont représentées en coupe longitudinale dans la fig. 8 III, *n*. Après que le canal neural est constitué dans toute sa longueur, il communique encore par un pore terminal, avec l'extérieur. Dans les relations du canal médullaire avec le blastopore aussi bien que dans la fermeture de la gouttière médullaire d'arrière en avant, les Ascidies solitaires ressemblent absolument à l'*Amphioxus*.

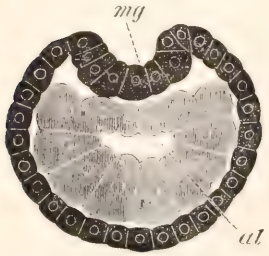


Fig. 5. — Coupe transversale de l'extrémité antérieure d'un embryon de *Phallusia mamillata* (d'après Kowalevsky) (*).

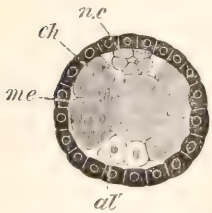


Fig. 6. — Coupe optique transversale de la queue d'un embryon de *Phallusia mamillata* (d'après Kowalevsky) (**).

Les cellules de la paroi dorsale de l'archentéron immédiatement adjacentes aux bords antérieur et latéraux du blastopore ont pendant ce temps pris un caractère un peu différent des autres cellules de l'ar-

(*) L'embryon est un peu plus jeune que celui représenté dans la figure 8 III.
mg, gouttière médullaire. — *al*, cavité digestive.
(**) Cette coupe est pratiquée sur un embryon du même âge que celui représenté dans la figure 8 IV.
ch, notochorde. — *n.c.* canal neural. — *me*, mésoblaste. — *al*, hypoblaste de la queue.

chentéron et donnent naissance à un corps qui, vu par la face dorsale, a un peu la forme d'un fer à cheval. Ce corps a été observé d'abord par Metschnikoff. Avec l'allongement de l'embryon et le rétrécissement du blastopore, les cellules qui forment ce corps se disposent en un large cordon linéaire, large de deux cellules, sous-jacent à la moitié postérieure du canal neural (fig. 7, *ch*). Elles forment le rudiment de la notochorde qui, comme chez l'*Amphioxus*, dérive de la paroi dorsale de l'archentéron. Elles sont représentées en coupe longitudinale dans les figures 8 II et III, *ch*).

Avec la formation de la notochorde, le corps de l'embryon se divise en deux régions distinctes, une région postérieure dans laquelle est située la notochorde, et une région antérieure dans laquelle elle ne se prolonge pas. Ces deux régions correspondent à la queue et au tronc de l'embryon un peu plus âgé. La portion de la cavité archentérique contenue dans le tronc se dilate et constitue le mésentéron permanent (fig. 7, *al* et 8 III et IV, *dd*). Elle se sépare bientôt de la portion postérieure en forme de fente de l'archentéron ; le système nerveux se dilate également dans la même région et forme ce que l'on peut appeler le renflement céphalique (fig. 8 IV) et le pore de son extrémité antérieure se rétrécit graduellement et finit par disparaître. Dans la région de la queue, nous avons vu que la paroi dorsale de l'archentéron se transforme en la notochorde immédiatement sous-jacente à la partie postérieure du canal médullaire et devient bientôt un long cordon formé d'une rangée simple ou double de cellules aplaties. Les parois latérales de l'archentéron (fig. 7, *me*) dans la queue se transforment en cellules allongées disposées longitudinalement qui forment de puissants muscles latéraux (fig. 8 IV, *m*). Après la formation de la notochorde et des muscles latéraux il ne reste, dans la queue de l'archentéron, que la paroi ventrale qui d'après Kowalevsky forme un simple cordon cellulaire (fig. 6, *al*). Il n'existe cependant pas toujours ou au moins a échappé à l'attention des autres observateurs. D'après Kowalevsky il est destiné à former des globules sanguins. Le canal neurentérique conduit d'abord dans l'étroit espace intermédiaire à ces formations qui est le reste de la

Fig. 7. — Coupe optique d'un embryon de *Phallusia mamillata* (d'après Kowalevsky) (*).

(*) L'embryon est du même âge que celui représenté dans la figure 8 III, mais est vu en coupe longitudinale horizontale.

al, cavité digestive de la partie antérieure du corps. — *ch*, notochorde. — *me*, mésoblaste.

partie postérieure de la cavité archentérique. Bientôt le canal neurentérique et le rudiment caudal de l'archentéron s'oblitèrent l'un et l'autre.

Pendant ces transformations, la queue s'allonge considérablement et, la larve étant encore renfermée dans la coque de l'œuf, se recourbe sous la face ventrale du tronc.

La larve à ce stade est représentée de profil dans la fig. 8 IV. L'épiderme est formé partout d'une seule couche de cellules. Dans le tronc, le mésentéron se montre en *dd* et la portion dilatée du système nerveux, qui ne communique plus avec l'extérieur, en *n*. Dans la queue, la notochorde est représentée en *c*, les muscles en *m* et les restes solides de la paroi ventrale de l'archentéron en *dd'*. Le prolongement délicat du canal neural dans la queue se voit au-dessus de la notochorde en *n*. La fig. 6 représente une coupe optique de la queue. Il est à remarquer que la notochorde et les muscles se forment de la même manière que chez l'*Amphioxus*, avec cette différence que le processus est un peu simplifié. Le mode de disparition de la cavité archentérique dans la queue, par la formation aux dépens de sa paroi tout entière de divers organes, est si singulier que j'ai quelque hésitation à accepter les faits exposés par Kowalevsky à cet égard (1).

La larve continue à croître en longueur et la queue se recourbe autour du côté ventral de l'embryon dans la membrane de l'œuf. Avant qu'elle n'ait atteint toute sa longueur le test (tunique) se forme comme une production cuticulaire des cellules épiblastiques (O. Hertwig, n° 13; Semper, n° 37). Il apparaît d'abord dans la queue et peu à peu s'étend jusqu'à former un revêtement complet tant autour de la queue que du tronc et est d'abord entièrement dépourvu de cellules. Peu après la formation du test il se développe à l'extrémité antérieure du corps trois papilles particulières constituées par de simples épaississements de l'épiderme. A un stade plus avancé, après l'éclosion de la larve, ces papilles développent à leur extrémité des glandes, sécrétant une sorte de fluide glutineux (2). C'est seulement après la formation de ces papilles que des cellules font leur apparition dans le test, et il se forme en même temps une nouvelle couche cuticulaire interne du test à laquelle sont d'abord limitées les cellules, bien que plus tard on en trouve également dans la couche externe. Par l'apparition de cellules dans le test, celui-ci doit être regardé comme une forme quoique très anormale de tissu conjonctif. Lorsque la queue de la larve

(1) Il est plus probable que cette partie du tube digestif est équivalente à l'intestin post-anal de beaucoup de Vertébrés, qui est d'abord un tube complet, mais disparaît plus tard par la simple résorption de ses parois.

(2) Il est probable que ces papilles sont des organes très primitifs des Chordata. Des formations qui sont probablement de même nature se développent en arrière de la bouche dans les larves des Amphibiens et en avant de la bouche dans les larves des Ganoïdes (Esturgeon, Lépidostée) et servent à la fixation de ces larves.

a atteint une longueur très considérable, la membrane ovulaire se

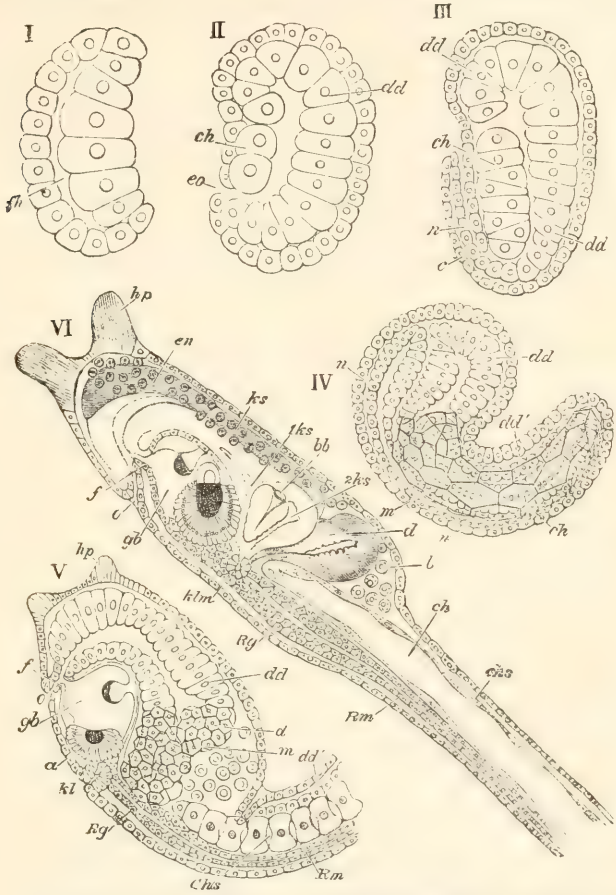


Fig. 8. — Six stades du développement de la *Phallusia mamillata* (emprunté à Huxley, d'après Kowalevsky) (*).

rompt et la larve devient libre. L'éclosion a lieu dans l'*Ascidia canina*

(*) Les embryons sont représentés en coupe longitudinale horizontale.

I, commencement du stade gastrula. — *fh*, cavité de segmentation.

II, stade gastrula avancé avec la face dorsale déjà aplatie. — *eo*, blastopore. — *ch*, notochorde. — *dd*, hypoblaste.

III, embryon plus avancé avec canal neural en partie fermé. — *ch* et *dd* comme dans la figure précédente. — *n*, canal neural. — *c*, épiblaste.

IV, embryon plus avancé dans lequel la formation du canal neural est achevée. — *dd*, hypoblaste entourant la portion persistante de la cavité digestive. — *dd'*, hypoblaste de la queue. — *m*, muscles.

V. larve immédiatement après l'éclosion. L'extrémité de la queue n'est pas représentée. — *a*, œil. — *gb*, extrémité dilatée du canal neural dans laquelle fait saillie l'otolithe. — *Rg*, renflement antérieur de la portion spinale du canal neural. — *Rm*, portion postérieure du canal neural. — *o*, bouche. — *Chs*, notochorde. — *kl*, invagination atriale. — *dd*, région branchiale de la cavité digestive. — *d*, commencement de l'œsophage et de l'estomac. — *dd'*, hypoblaste de la queue. — *m*, muscles. — *hp*, papille pour la fixation.

VI, corps et partie antérieure de la queue d'une larve de deux jours. — *klm*, orifice atrial. — *en*, endostyle. — *ks*, sac branchial. — *1ks*, *2ks*. — Fentes branchiales, — *bb*, vaisseau branchial qui les sépare. — *ch*, portion axiale de la notochorde. — *chs*, couche celluleuse périphérique. — Les autres lettres comme dans les figures précédentes.

environ 48 à 60 heures après la fécondation. La larve libre (fig. 8 v) présente un corps globuleux et une très longue queue qui ne tarde pas à se redresser. Elle ressemble d'une manière frappante à un Têtard (voy. fig. 10).

A l'état larvaire libre, les Ascidiens présentent sous beaucoup de rapports une organisation plus élevée qu'à l'état adulte. Il convient donc de diviser le développement ultérieur en deux périodes, la première embrassant les stades de l'état représenté dans la fig. 8 v jusqu'au développement complet de la larve libre, et le second la période qui s'étend du développement complet de la larve à l'état adulte fixé.

Accroissement et structure de la larve libre.

Le système nerveux. — Nous avons laissé le système nerveux à l'état de tube clos consistant en une division antérieure dilatée et une division postérieure étroite. La première peut être désignée sous le nom de cerveau et la seconde de moelle épinière quoique les homologies de ces deux parties soient tout à fait incertaines. La partie antérieure de la moelle épinière située dans le tronc se dilate un peu (fig. 8 v et vi, *Rg*) et l'on peut distinguer dans la moelle une portion somatique et une portion caudale.

La vésicule cérébrale originellement simple est divisée au moment de l'éclosion de la larve en deux portions (fig. 9); une vésicule antérieure à parois minces dans la plus grande partie de leur étendue dans laquelle apparaissent des organes auditifs et optiques, et un ganglion céphalique postérieur presque solide traversé par un prolongement étroit du canal central du système nerveux. Ce ganglion consiste en une portion dorsale formée de cellules distinctes et une portion ventrale formée de substance ponctuée et de noyaux. L'organe acoustique (1) consiste en une *crista acustica* (fig. 9) sous forme d'une légère protubérance de cellules au sommet de laquelle une otolithe sphérique est attachée par de fines soies. Dans la crête est une cavité contenant un liquide clair. La moitié dorsale de l'otolithe est pigmentée, la moitié ventrale dépourvue de pigment. La crête se développe *in situ*, mais l'otolithe est formée par une seule cellule du côté dorsal de la vésicule cérébrale qui fait saillie dans la cavité de la vésicule et contourne, d'une manière mal déterminée, le côté droit de la vésicule jusqu'à ce qu'elle rencontre la crête à laquelle elle est d'abord reliée par un pédicule grêle. L'œil complètement développé (fig. 8 vi et 9, *o*) consiste en une rétine en forme de coupe qui forme une proéminence un peu sur le côté droit de la partie postérieure de la paroi dorsale de la vésicule cérébrale, et des milieux réfringents. La rétine est formée de cellules columnaires

(1) Pour plus de détails sur les organes des sens, voyez les chapitres consacrés à l'œil et à l'oreille.

dont les extrémités internes sont plongées dans le pigment. Les milieux réfringents de l'œil sont dirigés vers la cavité de la vésicule cérébrale et consistent en un cristallin biconvexe et un ménisque. La moitié du cristallin est plongée dans la cavité de la rétine et est entourée de pigment; l'autre moitié est tournée vers un ménisque concavo-convexe qui par sa position correspond à la cornée. Le développement du ménisque et du cristallin est inconnu, mais la rétine se forme (fig. 8 v, *a*) comme un prolongement de la paroi du cerveau sur les extrémités internes des cellules duquel se fait un dépôt de pigment.

La portion somatique du cordon médullaire (fig. 9, N) est séparée du

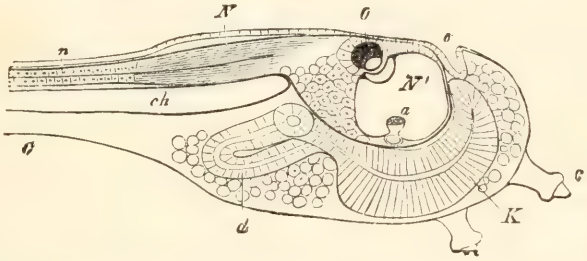


Fig. 9. — Larve d'*Ascidia mentula* (empruntée à Gegenbaur, d'après Kupffer) (*).

cerveau par un étranglement très accusé. Elle est formée d'une couche superficielle de fibres nerveuses longitudinales et d'un axe central de cellules ganglionnaires. La couche des fibres diminue d'épaisseur vers la queue, et enfin cesse d'être visible. Kupffer a vu trois paires de nerfs se rendant du cordon médullaire aux muscles de la queue. La première naît à la limite du tronc et de la queue, et les deux autres à intervalles réguliers en arrière de ce point.

Le mésoblaste et le système musculaire. — On a déjà vu que les parois latérales de l'archentéron dans la queue donnaient naissance à des cellules musculaires. Ces cellules sont disposées à peu près trois de front et ne paraissent pas se multiplier, de sorte que, avec l'accroissement de la queue, elles augmentent énormément de longueur et finissent par devenir imparfaitement striées. Les cellules mésoblastiques de l'extrémité postérieure du tronc près de son point d'union avec la queue ne se transforment pas en cellules musculaires, mais donnent naissance à des globules sanguins ; il en est de même du cordon axial, reste de l'archentéron. D'après Kowalevsky, le cœur se forme pendant la vie larvaire comme un sac clos allongé sur le côté droit de l'endostyle.

(*) La partie antérieure de la queue est seule représentée. — N', renflement antérieur du tube neural. — N, renflement antérieur de la portion médullaire du tube neural. — *n*, portion postérieure du tube neural. — *ch*, notochorde. — K, région branchiale de la cavité digestive. — *d*, région œsophagienne et gastrique de la cavité digestive. — O, œil. — *a*, otolithe. — *o*, bouche. — *s*, papille de fixation.

La notochorde. — Nous avons laissé la notochorde à l'état de tige formée d'une seule rangée de cellules, ou, comme chez l'*Ascidia canina* et quelques autres formes, de deux rangées s'étendant de la limite du tronc à l'extrémité de la queue.

D'après Kowalevsky, Kupffer, Giard, etc., la notochorde subit un développement ultérieur qui n'a un parallèle complet chez les Chordata que dans le cas douteux de l'*Amphioxus*.

Il apparaît entre les cellules des disques particuliers très réfringents (fig. 8 v. *Chs*) qui s'accroissent de plus en plus, et, après avoir repoussé les restes des cellules avec leurs noyaux sur les côtés, se soudent pour former un axe continu de substance hyaline. Les restes des cellules avec leurs noyaux forment une gaîne autour de l'axe hyalin (fig. 8 VI, *ch*). Il est encore douteux si l'axe doit être regardé comme formé par une substance intercellulaire ou par une différenciation de parties des cellules. Kupffer incline vers la dernière interprétation; l'analogie de la notochorde des types plus élevés me paraît être en faveur de la première.

Le tube digestif. — La portion antérieure de l'archentéron primitif conserve seule une lumière, et donne origine à tout le tube digestif permanent (mésentéron). La partie antérieure envoie un prolongement vers la région dorsale, et avant l'éclosion, une involution de l'épiblaste du côté dorsal immédiatement en avant de l'extrémité antérieure du système nerveux rencontre ce prolongement, s'y ouvre et forme la bouche permanente (fig. 8 v, *o*).

D'après Kowalevsky, il se forme à l'extrémité antérieure du tube nerveux un pore conduisant dans la bouche (fig. 8, V et VI, *f*) qui finit par donner naissance au sac cilié que l'on observe chez l'adulte à l'union de la bouche et du sac branchial. Kupffer, cependant, n'a pas pu trouver cet orifice, mais les observations de Kowalevsky sont confirmées par celles de Salensky sur la Salpe.

De l'extrémité postérieure du sac digestif naît un diverticule dirigé vers la région dorsale (fig. 8 v et 9, *d*) qui donne naissance à l'œsophage, l'estomac et l'intestin. Il se termine d'abord par une extrémité aveugle. Le reste du sac digestif primitif devient le sac branchial de l'adulte. Immédiatement après l'éclosion de la larve, le diverticule qui doit former l'estomac, l'œsophage, etc., se courbe en bas et à droite, puis se dirige de nouveau en haut et à gauche pour se rapprocher de la face dorsale, un peu à gauche de l'extrémité postérieure du tronc. La première anse ventrale de cette partie donne naissance à l'œsophage qui s'ouvre dans l'estomac d'où part l'intestin dirigé vers la région dorsale.

Sur la paroi ventrale du sac branchial se développe un repli étroit à parois épaissies qui forme l'endostyle. Il se termine en avant au

stomodæum et en arrière au point où le reste solide de l'archentéron dans la queue se continuait primitivement avec le sac branchial. Toute la paroi du tube digestif est formée d'une couche unique de cellules hypoblastiques.

Il reste encore à traiter d'un organe très important en rapport avec le système digestif ; c'est la cavité atriale ou péribranchiale. Les premiers rudiments en apparaissent vers le moment de l'éclosion sous la forme d'une paire d'involutions épiblastiques dorsales (fig. 8 v. *kl*) au niveau du point d'union entre le cerveau et le cordon médullaire. Ces involutions s'étendent vers l'intérieur et rencontrent des diverticules correspondants du sac branchial avec lesquels elles se fusionnent. A leur point d'union se forme une fente longitudinale ciliée conduisant du sac branchial dans la cavité atriale de chaque côté. Les fentes ainsi formées sont la première paire de fentes branchiales. En arrière de la première paire de fentes branchiales il s'en forme une seconde paire pendant la vie larvaire par l'union d'un second diverticule du sac branchial avec les involutions épiblastiques atriales (fig. 8 VI, 1*ks* et 2 *ks*). L'intestin se termine à l'origine par une extrémité aveugle près de l'involution atriale gauche, mais il finit par s'ouvrir dans cette involution atriale : ainsi se forme l'anus.

Pendant que s'effectuent tous ces phénomènes, le test reste intact et n'est pas perforé en face des orifices oral ou atriaux.

Métamorphose régressive de la larve.

Le passage de la larve à l'adulte est, comme on l'a déjà vu, d'une manière générale une métamorphose régressive. Les stades de cette métamorphose sont représentés d'une manière diagrammatique dans les fig. 10 et 11. Elle commence par la fixation de la larve (fig. 10 A), qui s'effectue à l'aide de l'une des trois papilles. Avec la fixation de la larve, la queue s'atrophie complètement (fig. 10 B), de sorte qu'il n'en reste rien qu'une masse de cellules graisseuses située près du point où elle s'insérait antérieurement sur le tronc.

Le système nerveux subit également une très rapide métamorphose régressive, et la seule partie qui en persiste semble être la portion dilatée du cordon médullaire dans le tronc (Kupffer, n° 28).

Les trois papilles, y compris celle qui sert à la fixation, disparaissent bientôt, et la larve est attachée par une expansion du test aux objets étrangers.

Un orifice apparaît dans le test quelque temps après la fixation de la larve et conduit dans la bouche qui commence alors à devenir fonctionnelle. Le sac branchial subit en même temps des changements importants. Dans la larve il ne possède que deux fentes ciliées ouvertes dans la cavité atriale paire à ce stade (fig. 10).

Les orifices de la cavité atriale sont d'abord séparés de l'extérieur par le test, mais peu de temps après la fixation de la larve, deux perforations se forment dans celui-ci qui conduisent dans les orifices des cavités atriales. En même temps les cavités atriales se dilatent de façon à embrasser graduellement tout le sac branchial auquel se soudent leurs parties internes ; puis les fentes branchiales se multiplient rapidement (1).

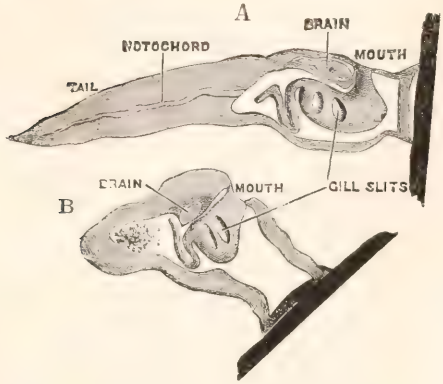


Fig. 10. — Diagrammes montrant le mode de fixation et la métamorphose régressive subséquente d'une larve d'Ascidie (emprunté à Lankester) (*).

La multiplication des fentes branchiales est assez compliquée. Deux nouvelles fentes apparaissent entre les deux fentes primitives, puis une troisième en arrière de la dernière. Dans chaque intervalle, entre deux fentes branchiales, est placé un canal vasculaire branchial (fig. 8, VI, *bb*). Bientôt il se développe un grand nombre de nouvelles fentes disposées en une rangée de chaque côté du sac branchial. Ces fentes sont de petits orifices ciliés placés transversalement par rapport au grand axe du sac branchial, mais occupant seulement une petite partie de l'étendue de chaque côté. Les intervalles qui les séparent du côté dorsal et du côté ventral sont bientôt remplis par des séries de nouvelles rangées de fentes séparées l'une de l'autre par des barres longitudinales et transversales. Chacun des côtés du sac branchial devient ainsi perforé par un grand nombre de petits orifices disposés en rangées et séparés par des travées transversales et longitudinales. La formation tout entière constitue le commencement du treillis branchial de l'adulte qui diffère beaucoup dans sa structure et dans son origine du système simple des fentes branchiales des types normaux de Vertébrés. Au point d'union des travées longitudinales et transversales, se forment des papilles qui font saillie dans la cavité du sac branchial.

Lorsque tous ces phénomènes sont assez près d'être achevés, les orifices des deux sacs atriaux se rapprochent peu à peu sur la ligne médiane dorsale et enfin s'unissent pour former l'orifice atrial unique de l'adulte. Les deux cavités atriales se réunissent elles-mêmes du côté dorsal en une seule cavité qui entoure complètement le sac branchial excepté sur la ligne médiane ventrale où est situé l'endostyle. La cavité atriale par son mode de formation par deux involutions épiblastiques

(1) L'exposé de la multiplication des fentes branchiales est emprunté au mémoire de Krohn sur la *Phallusia mamillata* (n° 24), mais tout tend à montrer qu'il s'applique d'une manière générale aux Ascidies simples.

(*) *Brain*, cerveau. — *Mouth*, bouche. — *Notochord*. — *Tail*, queue. — *Gill slits*, fentes branchiales.

paires (1), est évidemment une formation de même nature que la cavité branchiale ou atriale de l'*Amphioxus*, et n'a rien de commun avec la véritable cavité générale.

On a déjà vu que l'anus s'ouvre dans la cavité atriale gauche originelle ; lorsque les deux cavités sont unies, il s'ouvre dans la cavité atriale sur la ligne médiane dorsale.

Deux des points les plus obscurs du développement sont l'origine du mésoblaste du tronc et de la cavité générale. Sur le premier, nous ne savons à peu près rien, quoiqu'il semble que les cellules qui résultent de l'atrophie de la queue prennent part à la nutrition des formations mésoblastiques du tronc.

La cavité générale de l'adulte est bien développée dans la région de l'intestin où elle forme une vaste cavité tapissée par une couche épithélioïde mésoblastique. Dans la région du sac branchial elle est réduite aux canaux vasculaires des parois du sac.

Kowalevsky pense que la cavité générale est la cavité de segmentation originelle, mais il est difficile de considérer cette vue comme admissible dans l'état actuel de nos connaissances. Dans quelques autres types d'Ascidiens nous signalerons quelques nouveaux faits relatifs au mésoblaste.

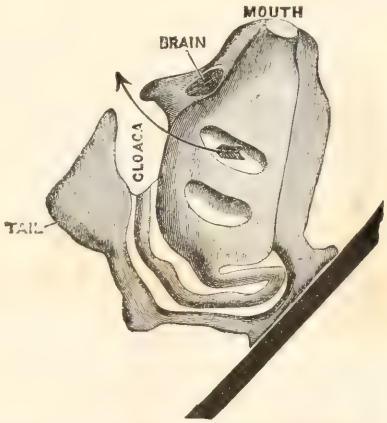


Fig. 11. — Diagramme d'une très jeune Ascidie (emprunté à Lankester) (*).

Avec ces transformations, la métamorphose régressive est achevée, il ne reste à noter que le changement de position subi dans le passage à l'état adulte. La région par laquelle la larve se fixe se développe en un long prolongement (fig. 10 B) et en même temps la partie qui porte la bouche se relève de façon à s'éloigner autant qu'il est possible du point de fixation. Ainsi est atteinte graduellement la disposition de l'adulte (fig. 11) ; la face dorsale originelle avec les orifices oral ou atrial devenant la terminaison du grand axe du corps et le système nerveux étant placé entre les deux orifices.

(1) Dans les bourgeons asexués des Ascidiens, la cavité atriale paraît à l'exception de l'orifice externe être formée par le sac branchial primitif. Dans les bourgeons de *Pyrosoma* cependant, elle se développe d'une manière indépendante. Ces particularités des bourgeons ne peuvent pas être opposées au fait embryonnaire que la cavité atriale dérive d'involutions de l'épiblaste et elles peuvent peut-être trouver en partie leur explication dans le fait que, dans la formation des fentes viscérales, des diverticules du sac branchial vont au-devant des involutions atriales.

(*) *Brain*, cerveau. — *Mouth*, bouche. — *Cloaca*, cloaque. — *Tail*, queue.

Le genre *Molgula* présente une exception remarquable parmi les Ascidies simples, en ce que dans quelques-unes, sinon dans toutes les espèces (1), le développement a lieu (de Lacaze-Duthiers, nos 29 et 30; Kupffer, no 28) directement et sans métamorphose larvaire.

Les œufs sont pondus isolément ou en masses, et sont très opaques. La segmentation (de Lacaze-Duthiers) commence par la formation de quatre sphères égales, après quoi il se forme de nombreuses petites sphères claires qui enveloppent les grosses sphères. Ces dernières donnent naissance au sac entérique clos, et probablement aussi à une masse de cellules situées sur le côté ventral qui paraissent être mésoblastiques. L'épiblaste est constitué par une seule couche de cellules qui enveloppe complètement le sac entérique et le mésoblaste.

Pendant que l'œuf est encore dans le chorion, il se développe cinq prolongements de l'épiblaste (villosités de Lacaze-Duthiers), dont quatre sont d'ordinaire situés dans le même plan méridien de l'embryon. Ils sont contractiles et contiennent des prolongements de la cavité générale. Leur dimension relative est très variable.

Le système nerveux se forme sur le côté dorsal de l'embryon avant l'apparition de ces prolongements, mais, bien qu'il semble probable qu'il se forme de la même manière que dans les types plus normaux, son développement n'a pas été suivi. Dès qu'il est formé il consiste en un ganglion nerveux semblable à celui que l'on trouve chez l'adulte. L'histoire de la masse de cellules mésoblastiques a été insuffisamment suivie, mais elle disparaît à mesure que se forment le cœur, les organes excréteurs, les muscles, etc. Autant qu'on peut conclure des descriptions de Kupffer, la cavité générale est primitivement parenchymateuse, indication d'une abréviation de développement, et n'apparaît pas comme un clivage défini du mésoblaste.

La cavité entérique primitive forme le sac branchial, et de son angle dorsal et postérieur, l'œsophage, l'estomac et l'intestin se développent comme dans les formes normales. La bouche est formée par l'invagination d'un épaississement discoïdal de l'épiderme en avant du système nerveux sur le côté dorsal du corps; et la cavité atriale se développe en arrière du système nerveux par un processus semblable, mais à une période un peu plus avancée. Les fentes branchiales ouvertes dans la cavité atriale se forment comme dans le type des Ascidies simples décrit par Krohn.

L'embryon éclôt peu de temps après la formation des orifices oral et atrial et les cinq appendices épiblastiques s'atrophient. Ils ne servent pas à la fixation de l'adulte.

La larve récemment éclose ressemble sur les points les plus importants à l'adulte; et ne possède pas les organes larvaires provisoires caractéristiques des larves ordinaires; il ne se développe ni organes des sens spéciaux ni queue. Kupffer a émis l'hypothèse que la masse mésoblastique ventrale représente la masse d'éléments qui dans les types ordinaires résulte de la dégénérescence de la queue. Si cette hypothèse est vraie, il est difficile de croire que cette masse ait un rôle autre que nutritif.

(1) De Lacaze-Duthiers a fondé sur le caractère du développement une division des Molgulides en anoures et urodèles. Les Molgulides à développement direct comprennent le seul genre *Anurella*, les Molgulides urodèles, à métamorphose normale, les genres *Molgula*, *Ctenicella* et *Eugyra*. Trad.

La larve de l'*Ascidia ampulloïdes* décrite par P. J. van Beneden est considérée par Kupffer comme intermédiaire entre la larve de la Molgule et le type normal en ce que la queue larvaire, la notochorde et une tache pigmentaire se développent d'abord et qu'après l'atrophie de ces organes il se développe des prolongements particuliers analogues à ceux de la Molgule.

Ascidies composées sédentaires. — Le développement des Ascidies composées fixées est, autant que nous le connaissons, semblable d'une manière générale à celui des Ascidies simples. Les larves de *Botryllus* atteignent quelquefois pendant leur état libre un degré de développement plus élevé sous le rapport du nombre des fentes branchiales, etc., que les Ascidies simples et quelquefois (*Botryllus auratus*, Metschnikoff) elles présentent huit prolongements coniques disposés en cercle autour du tronc. La présence de ces prolongements a donné lieu à certaines hypothèses remarquables sur la morphologie du groupe; Kölliker, Sars, etc., les ont regardés comme des individus séparés, et l'on a supposé que le produit de chaque œuf n'était pas un individu unique, mais tout un système d'individus avec cloaque commun.

Les recherches de Metschnikoff (n° 32), de Krohn (n° 25) et de Giard (n° 12), etc., démontrent que cette vue paradoxale est insoutenable et que chaque œuf ne donne naissance qu'à un embryon qui produit plus tard par bourgeonnement les systèmes étoilés.

Ascidies composées nageuses. — Notre connaissance du développement du Pyrosome est due surtout à Huxley (n° 16) et à Kowalevsky (n° 22). Dans chaque individu d'une colonie de Pyrosome, un seul œuf arrive à maturité à la fois. Cet œuf est enfermé dans une capsule formée d'une paroi sans structure tapissée d'une couche épithélioïde aplatie. Le canal qui de cette capsule se rend dans la cavité atriale, quoique appelé oviducte, joue le rôle d'un canal afférent pour les spermatozoïdes.

La segmentation est méroblastique, et le disque germinatif est tourné vers l'orifice de l'oviducte. La segmentation est très semblable à celle des Téléostéens, et lorsqu'elle est terminée, le disque germinatif a la forme d'une calotte de cellules sans trace de stratification ou de cavité de segmentation reposant sur la surface du vitellus qui forme la plus grande partie de la masse de l'œuf.

Après la segmentation, le blastoderme, comme nous pouvons appeler la couche de cellules dérivée du disque germinatif, s'étend rapidement sur la surface du vitellus et se divise en deux feuillets, l'épiblaste et l'hypoblaste. En même temps elle montre une distinction entre une région centrale plus claire et une région périphérique plus opaque. A une extrémité du blastoderme que, pour plus de commodité, nous appellerons l'extrémité postérieure, il apparaît un disque de cellules épiblastiques qui est le premier rudiment du système nerveux, et de chaque côté de la ligne médiane du blastoderme il se forme une invagination épiblastique. Les involutions épiblastiques donnent naissance à la cavité atriale.

Ces involutions s'étendent rapidement en longueur et bientôt for-

ment de longs tubes ouverts à la surface par des pores situés non loin de l'extrémité postérieure du blastoderme.

Le blastoderme à ce stade est représenté tel qu'il se montre au-dessus du vitellus dans la fig. 12 A. Il est un peu plus large que long. On voit le système nerveux en *n*, et *at* désigne un des tubes atriaux. La fig. 12 B représente une coupe transversale menée par le milieu de ce blastoderme. L'épiblaste le limite à la partie supérieure; de chaque côté est la coupe d'un tube atrial (*at*). Au-dessous est l'hypoblaste, séparé du vitellus surtout sur la ligne médiane ; inférieurement de chaque côté il commence à se replier au-dessus du vitellus. L'espace vide sous l'hypoblaste est la cavité digestive dont la paroi ventrale est formée par la partie de l'hypoblaste qui se replie sur les côtés. Entre l'épiblaste et l'hypoblaste sont éparses des cellules mésoblastiques dont l'origine n'a pas été clairement élucidée.

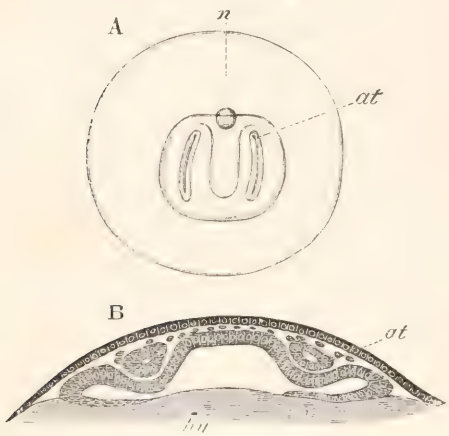


Fig. 12. — A. vue de face de l'œuf du Pyrosome à un stade peu avancé du développement.
Les formations embryonnaires dérivent d'un blastoderme discoïdal.
B, coupe transversale menée par le milieu du même blastoderme (*).

A un stade plus avancé, les orifices des deux tubes atriaux sont peu à peu reportés en arrière et en même temps se rapprochent jusqu'à ce qu'enfin ils se rencontrent et se soudent à l'extrémité postérieure du blastoderme, en arrière du disque nerveux (fig. 13, *cl*). Les tubes eux-mêmes présentent en même temps un léger étranglement non loin de leur extrémité postérieure, et sont ainsi divisés en une région postérieure presentant presque les mêmes limites que le système nerveux (fig. 13), et une région antérieure. Ces deux régions se comportent très différemment dans la suite du développement.

Le disque nerveux pendant ces transformations a acquis un sillon médian (fig. 13, *ng*) qui bientôt se transforme en un canal de la même manière que chez les Ascidies simples. Le sillon se ferme d'arrière en avant. Ces processus sont évidemment de la même nature que ceux qui se montrent d'une manière générale chez les Chordata dans la formation du système nerveux central.

Dans la région du disque germinatif qui renferme la partie anté-

(*) *at*, cavité atriale. — *hy*, hypoblaste. — *n*, système nerveux distinct dans la region du futur Cyathozoïde.

rieure des tubes atriaux, la cavité digestive devient, par l'extension de la couche cellulaire décrite au stade précédent un canal complet, sur la paroi externe duquel l'endostyle se forme comme un repli médian. Toute la partie antérieure du blastoderme se sépare en même temps peu à peu du vitellus par un étranglement.

Les parties antérieure et postérieure du blastoderme ont une destinée très différente. La partie antérieure se divise en quatre zooïdes ou individus appelés par Huxley Ascidiozoïdes qui donnent naissance à une nouvelle colonie de Pyrosomes. La partie postérieure forme un zooïde rudimentaire appelé par Huxley Cyathozoïde qui finit par s'atrophier. Ces cinq zooïdes se forment par un processus de fractionnement embryonnaire. Ce fractionnement commence par l'apparition dans la partie antérieure du blastoderme de quatre étranglements transversaux par lesquels le blastoderme tout entier est incomplètement divisé en cinq régions (fig. 14 A).

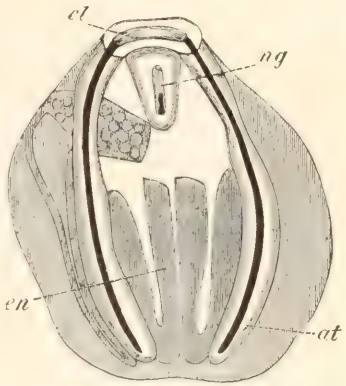


Fig. 13. — Blastoderme de Pyrosome peu avant sa division en Cyathozoïde et Ascidiozoïdes (d'après Kowalevsky) (*).

L'étranglement postérieur (supérieur dans ma figure) est situé immédiatement en avant de la cavité péricardique et sépare le Cyatho-

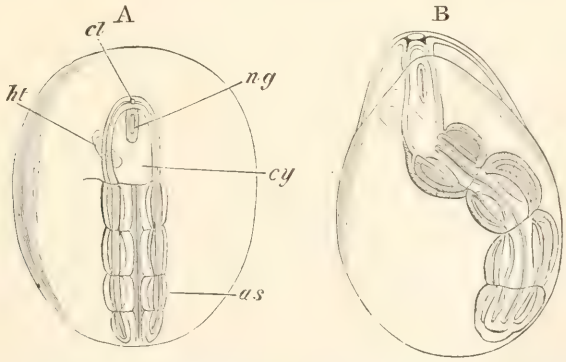


Fig. 14. — Deux stades du développement du Pyrosome dans lesquels le Cyathozoïde et les quatre Ascidiozoïdes sont déjà distincts (d'après Kowalevsky) (**).

zoïde des quatre Ascidiozoïdes. Les trois autres étranglements séparent

(*) *cl*, orifice cloacal (atrial). — *en*, endostyle. *at*, cavité atriale. — *ng*, gouttière nerveuse. Le cœur et la cavité péricardique se voient sur la gauche.

(**) *cy*, Cyathozoïde. — *as*, Ascidiozoïde. — *n. g.* gouttière nerveuse. — *ht*, cœur du Cyathozoïde. — *cl*, orifice cloacal.

entre eux les quatre Ascidiozoïdes. Le Cyathozoïde reste dans toute sa longueur attaché au blastoderme qui a maintenant presque complètement enveloppé le vitellus. Il renferme tout le système nerveux (*ng*) qui est recouvert en arrière par l'orifice des tubes atriaux (*cl*). La cavité digestive du Cyathozoïde forme un tube à parois très délicates. La cavité péricardique reste tout entière au Cyathozoïde et le cœur lui-même (*ht*) s'est formé par une involution des parois de cette cavité.

Les Ascidiozoïdes sont maintenant complètement séparés du vitellus. Chacun d'eux a la même structure que le rudiment indivis d'où ils sont dérivés de sorte que leurs organes se réduisent à deux tubes atriaux, une cavité digestive avec un endostyle et des cellules mésoblastiques non différenciées.

Dans les stades suivants, les Ascidiozoïdes s'accroissent très rapidement. Ils cessent bientôt d'être en ligne droite et finissent par former un cercle autour du Cyathozoïde et du sac vitellin qui lui est attaché.

Pendant que s'accomplissent ces changements dans la forme extérieure de la colonie, le développement tant du Cyathozoïde que des Ascidiozoïdes fait des progrès considérables. Dans le Cyathozoïde les espaces atriaux s'atrophient graduellement à l'exception de l'orifice externe qui devient plus grand et plus visible. Le cœur en même temps entre en activité et chasse le sang dans toute la colonie. Le vitellus est de plus en plus enveloppé par le Cyathozoïde et est rapidement résorbé, fournissant des substances nutritives qui sont portées aux Ascidiozoïdes par le système vasculaire. Le système nerveux conserve son état primitif, et autour du Cyathozoïde se développe le test dans lequel des cellules émigrent et se disposent en aires hexagonales très visibles. La délicate cavité digestive du Cyathozoïde est encore en continuité avec celle du premier Ascidiozoïde. Lorsque le Cyathozoïde a atteint ce développement il commence à s'atrophier.

Les transformations des Ascidiozoïdes sont plus considérables encore que celles du Cyathozoïde. Un système nerveux apparaît comme une formation nouvelle près de l'extrémité de chaque Ascidiozoïde tournée vers le Cyathozoïde. Il forme un tube dont l'extrémité antérieure ouverte devient la fossette ciliée de la bouche et le reste le ganglion nerveux définitif. Entre le système nerveux et l'endostyle apparaît une involution qui donne naissance à la bouche. De chaque côté de la cavité digestive primitive de chaque Ascidiozoïde font leur apparition des fentes branchiales qui conduisent dans les tubes atriaux; de sorte que le tube digestif primitif forme les sacs branchiaux des Ascidiozoïdes. Le reste du tube digestif de chaque zooïde se développe comme un bourgeon de l'extrémité postérieure du sac branchial de la manière ordinaire. Les cavités digestives des quatre Ascidiozoïdes sont d'abord en libre communication par des tubes qui vont de l'extrémité postérieure d'un zooïde au côté dorsal du sac branchial du zooïde sui-

vant. A l'extrémité postérieure de chaque Ascidiozoïde se développe une masse de cellules graisseuses appelées l'élæoblaste qui probablement représente un rudiment de la queue larvaire des Ascidies simples (Cf. p. 30).

Les changements ultérieurs consistent dans l'atrophie graduelle du Cyathozoïde qui est de plus en plus enfermé dans les quatre Ascidiozoïdes. Ces derniers sont complètement enveloppés d'un test commun et forment un cercle autour des restes du vitellus et du Cyathozoïde dont le cœur continue cependant à battre avec vigueur. L'orifice cloacal du Cyathozoïde persiste toujours et, après que le Cyathozoïde lui-même a été complètement enveloppé par les Ascidiozoïdes et finalement résorbé, se creuse pour former la cavité cloacale commune de la colonie de Pyrosomes.

Les parties principales des Ascidiozoïdes étaient déjà formées au dernier stade. Les zooïdes restent longtemps rattachés ensemble et unis au Cyathozoïde par un canal vasculaire, ces connexions persistent jusqu'à l'atrophie complète de ce dernier. Enfin, après la résorption du Cyathozoïde, les Ascidiozoïdes forment une colonie rudimentaire de quatre individus enveloppés dans un test commun. Les deux tubes atriaux de chaque zooïde restent séparés en avant, mais s'unissent en arrière. Il se forme un anus conduisant du rectum dans la partie postérieure commune de la cavité atriale et une communication s'établit entre l'extrémité postérieure de la cavité atriale de chaque Ascidiozoïde et la cavité cloacale axiale commune de toute la colonie. Les cavités atriales du Pyrosome sont nettement tapissées par l'épiblaste, exactement comme chez les Ascidies simples.

Lorsque la jeune colonie est prête à devenir libre, elle sort de la cavité atriale du parent et s'accroît par bourgeonnement.

Doliolides. — Les embryons nés par génération sexuée du *Doliolum* ont été observés par Krohn (n° 23), Gegenbaur (n° 10) et Keferstein et Ehlers (n° 17); mais les détails du développement n'ont été suivis que d'une manière très imparfaite (1).

Le plus jeune embryon observé était enfermé dans une vaste enveloppe transparente dont la nature exacte n'est pas nettement élucidée. C'est peut-être un rudiment larvaire du test qui semblerait faire défaut chez l'adulte (2). Dans cette enveloppe est la larve, dont les principaux organes sont déjà

(1) C'est à tort que Keferstein et Ehlers nient l'existence du test chez le *Doliolum* adulte. Il avait été déjà vu par Krohn et par Gegenbaur et il a été retrouvé par Grobben (*) (*Trad.*).

(2) Cependant, comme le fait remarquer Grobben, le stolon de la Salpe, comme celui du Pyrosome ou des Ascidies composées, est ventral et naît dans le voisinage du cœur et de l'endostyle. Il aurait dans le *Doliolum* son homologue non dans le stolon dorsal mais dans l' « organe en rosette » qui paraît être un stolon rudimentaire (*Trad.*).

(*) Grobben. *Doliolum* und seine Generationswechsel (Claus' *Arbeiten a. d. Zool. Instit. Wien.* IV, 1881).

développés et qui diffère principalement de l'adulte en ce qu'elle possède une queue larvaire semblable à celle des Ascidies simples.

Dans le corps les orifices oral et atrial existent l'un et l'autre, le dernier à la face dorsale et le tube digestif est complètement constitué. L'endostyle est déjà formé sur la paroi ventrale du sac branchial, mais les fentes branchiales n'existent pas. Neuf cercles musculaires sont déjà visibles. La queue quoique non aussi développée que chez les Ascidies simples renferme une notochorde axiale avec la structure ordinaire et des muscles latéraux. Elle est insérée sur le côté ventral et par ses mouvements lents détermine la progression de la larve.

Dans les stades suivants, la queue s'atrophie graduellement et les fentes branchiales au nombre de quatre se développent; en même temps un prolongement ou stolon destiné à donner naissance par bourgeonnement à la seconde génération non sexuée fait son apparition sur le côté dorsal du septième espace inter-musculaire. Ce stolon est comparable à celui qui apparaît dans l'embryon de la Salpe (1). Lorsque la queue s'atrophie complètement, la larve perd son enveloppe transparente et devient un *Doliolum* asexué à stolon dorsal.

Salpides. — Comme chacun le sait, les Salpes en chaîne sont seules sexuées et chaque individu de la chaîne produit un seul embryon. L'œuf qui donne naissance à cet embryon est visible longtemps avant que les diverses Salpes de la chaîne soient complètement développées. Il est enveloppé dans une capsule continue avec un canal qui s'ouvre dans la cavité atriale et est d'ordinaire appelé l'oviducte. La capsule qui contient l'œuf est plongée dans un sinus sanguin de la mère. Le développement embryonnaire commence après que la chaîne s'est fragmentée et les spermatozoïdes fournis par un autre individu semblent arriver à l'œuf en suivant l'oviducte.

Au commencement du développement embryonnaire, l'oviducte et l'ovisac subissent des modifications particulières, et en partie au moins donnent naissance à une formation servant à la nutrition de l'embryon, appelée le placenta. Ces modifications commencent par le raccourcissement de l'oviducte et la disparition de toute distinction entre l'oviducte et l'ovicapsule. Les cellules qui tapissent l'extrémité interne de la capsule, c'est-à-dire celle qui correspond au côté de l'œuf opposé à la cavité atriale, deviennent en même temps très columnaires. La partie de l'oviducte située entre l'œuf et la cavité atriale se dilate en un sac communiquant d'une part avec la cavité atriale, et de l'autre par un orifice très étroit avec la chambre qui contient l'œuf. Ce sac fait ensuite saillie dans la cavité atriale et constitue une poche incubatrice. La saillie qu'il forme est tapissée par le revêtement de la cavité atriale reposant immédiatement sur la paroi véritable du sac. L'orifice

(1) D'après Uljanin, la segmentation est totale et régulière au moins au commencement. Les cavités branchiale et atriale sont dues à des invaginations de l'ectoderme dont la paroi commune forme la branchie. Les trois feuillets prennent part à la formation de l'organe en rosette.

Dans le corps de la jeune larve les plaques mésoblastiques latérales sont divisées en métamères, disposition qui, rapprochée de la métamérisation de la queue de l'Appendiculaire (Langerhans, Ray-Lankester) adulte, est d'un grand intérêt morphologique (*Trad.*).

(*) Uljanin. Ueber die embryonale Entwickelung des *Doliolum* (*Zool. Anzeiger* IV, 1881).

externe du sac se rétrécit peu à peu et finit par disparaître. Pendant ce temps, la chambre dans laquelle est d'abord renfermé l'embryon s'ouvre de plus en plus largement dans le sac jusqu'à ce qu'enfin les deux chambres se confondent en une seule poche incubatrice renfermant l'embryon. La paroi interne de cette chambre est formée par les cellules columnaires dont il a déjà été parlé. Elles constituent le rudiment du placenta. La double paroi de la partie externe de la poche incubatrice est distendue par l'accroissement de l'embryon, puis l'interne de ses deux couches s'atrophie. La couche externe se rompt et ses lambeaux s'enroulent de façon à venir se placer à l'extrémité interne de l'embryon qui est alors librement suspendu dans la cavité atriale.

Pendant que ces phénomènes s'effectuent, le placenta se développe complètement. Le premier rudiment consiste, d'après Salensky, seulement en des cellules épaissies de l'ovicapsule ; opinion qui n'est pas partagée par Brooks, Todaro, etc. Ses cellules se divisent bientôt pour former une masse assez volumineuse qui s'attache à une partie de l'épiblaste de l'embryon.

Après la formation de la cavité générale de l'embryon, une portion axiale centrale du placenta se sépare d'une couche périphérique, et il reste entre elles un canal qui conduit d'un sinus sanguin maternel dans la cavité générale de l'embryon. La couche periphérique du placenta est formée de cellules en continuité avec l'épiblaste de l'embryon, tandis que la portion axiale est constituée par un disque de cellules adjacentes à l'embryon, et rattaché par une colonne de fibres au côté maternel. Salensky croit que les fibres de cette colonne sont les produits du rudiment originel du placenta. Le placenta prend une forme plus sphérique et sa cavité se sépare de la cavité générale de l'embryon. La colonne fibreuse se fragmente en nombreuses traînées traversant la cavité de l'organe et les cellules de la paroi deviennent des corps pédonculés saillants dans cette cavité.

Lorsque la larve est presque prête à être mise en liberté, le placenta s'atrophie (1).

(1) Barrois, qui a suivi complètement le développement des annexes de l'embryon chez plusieurs espèces de Salpes et en particulier chez la *Salpa maxima*, en donne une description (*) qui s'écarte sur plusieurs points importants de celle de Salensky. Il convient de résumer rapidement ses observations.

Dès le commencement du développement l'ovisac et l'oviducte qui a perdu son orifice dans la cavité atriale se raccourcissent en un follicule enveloppant l'œuf; le follicule fait saillir la paroi épaissie de la cavité atriale en un diverticule aveugle (fig. 15 A). L'œuf est ainsi enfermé dans une cavité incubatrice dont la paroi interne est formée par le follicule, la paroi externe par le follicule et le diverticule de la paroi atriale.

La portion externe (dirigée vers la cavité atriale) de la paroi du follicule contracte adhérence avec la paroi du diverticule (fig. 15 B et C) puis s'amincit et finit par disparaître. La portion interne au contraire qui est libre et en contact avec un sinus sanguin creusé dans la base du diverticule s'épaissit à son centre pour former la portion centrale *en battant de cloche* du placenta (fig. 15 B, C, D, *p*).

Pendant ce temps, le diverticule lui-même est divisé par deux étranglements en trois régions (fig. 15 B). L'embryon est tout entier renfermé dans la région terminale; l'épaississement en battant de cloche du follicule fait seul saillie dans la région moyenne dont la paroi va devenir la région périphérique du placenta (*mp*) (membrane placentale de Todaro). Quant à la troisième région, elle se soulève en un repli annulaire (fig. 15 B, C, D, *ui*, *ue*) qui s'élève de plus en plus et finit par se refermer au-dessus du sommet du diverti-

(*) J. Barrois. Mémoire sur les membranes embryonnaires des Salpes (*journ. de l'anat. et de la physiol.*, 1881).

Le placenta fonctionne dans la nutrition de l'embryon de la manière suivante. Dès sa première formation, il plonge dans un sinus sanguin maternel et lorsqu'il se creuse d'une cavité en continuité avec la cavité générale de

cule constituant ainsi autour du système de l'embryon et de ses enveloppes une cavité à laquelle Barrois donne le nom d'utérus. Après la formation de l'utérus, la cavité incubatrice primitive se détruit, sa paroi se détache (fig. 15 D, *s*) et finit par se résorber.

A la fin de la segmentation, l'embryon est constitué (fig. 15 B) par un épiblaste externe d'une seule couche de cellules et une petite masse hypoblastique interne accolée à

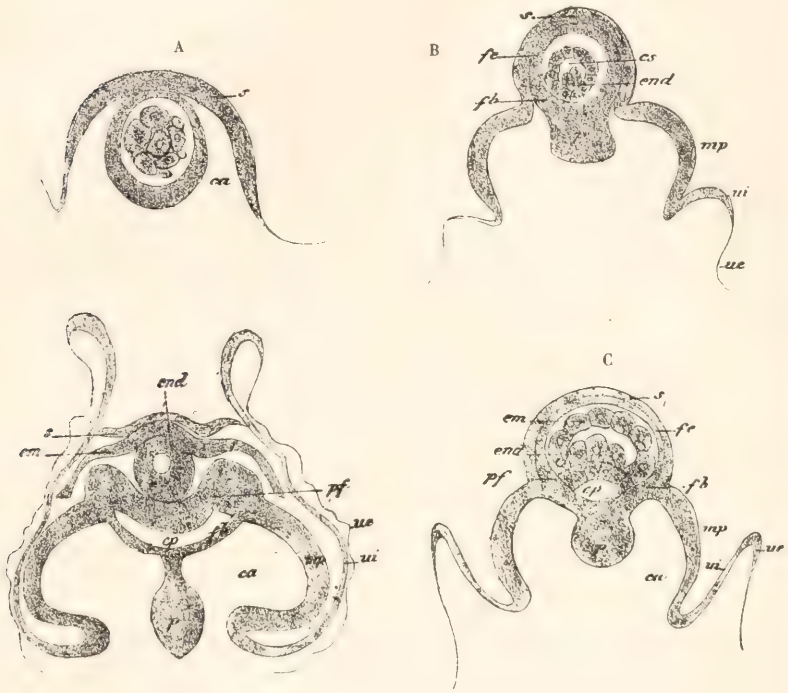


Fig. 15. — Quatre stades du développement de la *Salpa maxima* (d'après Barrois) (*).

l'épiblaste en un point tourné vers le rudiment du placenta. La portion de l'épiblaste adjacente à la portion libre (placentaire) de la paroi du follicule va former le placenta fœtal. Elle se soude à la périphérie avec la membrane placentale (portion moyenne du diverticule de la paroi atriale) et se soulève en son centre, laissant entre elle et la portion centrale du placenta maternel une cavité, la cavité placentale (fig. 15 C et D, fig. 16 A, *cp*). Le placenta fœtal ainsi constitué prend un développement considérable et se soude à la partie centrale en battant de cloche du placenta maternel. La lame, reste de la paroi du follicule qui rattache le battant de cloche à la membrane placentale, s'atrophie et la cavité placentale est mise en communication avec le sinus sanguin maternel. Le placenta

(*) *s*, division supérieure du diverticule de la paroi atriale. — *fe*, division supérieure du follicule formant la lame interne de la cavité incubatrice primitive. — *fb*, division inférieure du follicule formant le placenta maternel. — *ui*, *ue*, replis interne et externe du diverticule pour former l'utérus. — *p*, portion centrale (en battant de cloche) du placenta. — *mp*, portion périphérique du placenta (membrane placentale). — *pf*, placenta fœtal. — *cp*, cavité placentale — *ca*, sinus sanguin maternel. — *cs*, cavité de segmentation. — *ec*, épiblaste. — *end*, hypoblaste.

l'embryon le sang de la mère se mêle librement à celui de l'embryon. A une période plus avancée, la communication avec la cavité générale de l'embryon est interceptée, mais la cavité du placenta reçoit un courant continu de sang maternel qui n'est séparé du sang fœtal que par une mince paroi.

complètement développé (fig. 15 B et 16) a par conséquent la forme d'une cloche formée de trois parties dont une, le fond est d'origine embryonnaire et les deux autres, les bords et le battant d'origine maternelle.

Le placenta séparé du corps de l'embryon par un étranglement de plus en plus profond entre en dégénérescence. Il est encore rattaché à la jeune Salpe au moment où celle-ci sort de l'utérus (fig. 16), mais il ne tarde pas à se détacher et reste empri-

Fig. 16. — Deux stades du développement de la *Salpa maxima* (d'après Barrois) (*).

sonné dans la tunique où il finit par se résoudre en granules qui sont sans doute emportés par le courant circulatoire.

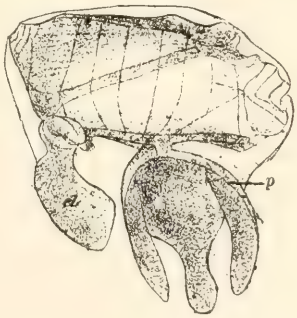


Fig 17. — Jeune *Salpa primata* sortant de l'utérus maternel (d'après Barrois) (**).

Le point le plus important sur lequel la description de Barrois s'écarte de celle de Salensky est l'origine de la membrane placentale qui suivant le dernier se forme aux dépens de l'embryon. Salensky ne signale non plus rien d'analogue à l'utérus de Barrois ; il est possible que cette formation fasse défaut chez la *Salpa democratica* qu'il a étudiée (*Trad.*).

(*) *ui*, *ue*, utérus. — *mp*, membrane placentale. — *p*, portion centrale du placenta. — *pf*, placenta fœtal. — *fb*, placenta maternel. — *cp*, cavité placentale. — *ca*, sinus sanguin maternel. — *n*, système nerveux. — *cr*, cavité respiratoire. — *c*, cavité cloacale. — *ex*, épiblaste. — *el*, élæoblaste.

(**) *el*, élæoblaste. — *p*, placenta.

Il nous faut maintenant revenir au développement embryonnaire dont il n'est malheureusement pas possible actuellement de donner un exposé complètement satisfaisant. Les descriptions des différents auteurs se contredisent sur les points les plus fondamentaux. J'ai suivi surtout celle de Salensky (n° 34), mais j'ai aussi appelé l'attention sur quelques points où ses observations diffèrent de celles des autres auteurs ou ne semblent pas satisfaisantes.

Le développement commence vers la période de la formation de la poche incubatrice et l'œuf passe entièrement dans cette poche avant que la segmentation ne soit achevée. La segmentation est régulière, et l'existence d'une cavité de segmentation est niée par Salensky quoique affirmée par Kowalevsky et Todaro (1).

A un certain stade de la segmentation, les cellules de l'œuf se divisent en deux feuillets, un épiblaste enveloppant l'œuf tout entier à l'exception d'un espace étroit adjacent au placenta où le feuillet interne ou hypoblaste, qui forme la plus grande partie de la masse de l'œuf, atteint la surface. L'épiblaste recouvre bientôt l'hypoblaste tout entier de sorte qu'il semblerait (d'après les observations de Salensky) y avoir une sorte d'invagination épibolique, conclusion confirmée par les figures de Todaro.

A un stade plus avancé sur un côté du sommet libre de l'embryon, une couche mésoblastique fait son apparition entre l'épiblaste et l'hypoblaste. Salensky se fondant sur des raisons insuffisantes à mon avis, fait dériver cette couche de l'épiblaste. Presque en même temps il apparaît, non loin du même point de l'embryon, mais sur le côté opposé, un épaississement solide de l'épiblaste qui forme le rudiment du système nerveux. Le système nerveux est situé tout près de l'extrémité antérieure du corps et presque au pôle opposé et par conséquent au pôle postérieur, il apparaît immédiatement au-dessous de l'épiblaste une masse de cellules qui forme un organe provisoire appelé l'*élæoblaste*. Todaro regarde cet organe comme d'origine mésoblastique et Salensky comme hypoblastique. Il est situé dans la position qui serait occupée par la queue larvaire si elle était développée et l'on peut probablement le considérer (Salensky) comme un rudiment de la queue en voie de disparition et le comparer sous ce rapport à la masse cellulaire plus ou moins semblable décrite par Kupffer chez la Molgule et à l'élæoblaste du Pyrosome.

Après la différenciation de ces organes, entre l'épiblaste et l'hypoblaste apparaît une cavité qui est regardée par Salensky comme la cavité générale. Elle paraît être équivalente à la cavité de segmentation de Todaro. D'après les descriptions de ce dernier, elle fait place à une seconde cavité qui apparaît entre les lames somatique et splanchnique du mésoblaste et constitue la véritable cavité générale. L'embryon commence alors à s'allonger et en même temps une cavité fait son apparition au centre des cellules hypoblastiques. Cette cavité est le rudiment des cavités branchiale et digestive : sur son côté dorsal est un bourrelet saillant médian, le rudiment de la branchie de la Salpe.

Sur deux points, cette cavité arrive en contact immédiat avec le tégument externe. En l'un, situé immédiatement au-dessous du système nerveux, la

(1) D'après le dernier mémoire de Todaro (n° 39) il semblerait que la cavité de segmentation ait des relations très particulières.

branchie se forme un peu plus tard; en l'autre placé à la face dorsale entre le système nerveux et l'élæoblaste se forme l'orifice cloacal.

Au stade dont il s'agit, les systèmes d'organes les plus importants sont établis et le reste de l'histoire du développement peut être exposé très brièvement.

L'embryon à ce stade n'est plus recouvert par les parois de la poche incubatrice, mais fait librement saillie dans la cavité atriale et n'est plus rattaché au parent que par le placenta. Les cellules de l'épiblaste donnent bientôt naissance à un dépôt qui forme le manteau. Ce dépôt paraît cependant se former non seulement du côté externe de l'épiblaste, mais encore du côté interne, de sorte que l'épiblaste est rattaché aux parties sous-jacentes, sac branchial, etc., par une couche inter-cellulaire qui semblerait remplir la cavité générale primitive à l'exception des canaux vasculaires (Salensky).

Le système nerveux après sa séparation de l'épiblaste acquiert une cavité centrale et se divise plus tard en trois lobes, chacun avec une protubérance interne. A son extrémité antérieure, il s'ouvre dans le sac branchial, et cette partie se développe en la fossette ciliée de l'adulte. Le ganglion nerveux à un stade plus avancé devient solide et un œil médian se forme comme un prolongement de ce ganglion.

D'après Todaro, il se forme en outre deux petits sacs auditifs (? olfactifs) à la face ventrale du cerveau, mis chacun en communication avec la cavité branchiale par un étroit canal.

Le mésoblaste donne naissance aux muscles du sac branchial, au cœur et au péricarde. Les deux derniers sont situés sur le côté ventral de l'extrémité postérieure de la cavité branchiale.

Sac branchial et tube digestif — Le premier développement de la cavité entérique a déjà été décrit. La véritable cavité digestive se forme comme un bourgeon de l'extrémité postérieure de la cavité primitive ; le reste de la cavité primitive donne naissance au sac branchial. La branchie a d'abord la forme d'une lamelle attachée à la partie dorsale du sac branchial, mais elle se détache partout excepté à ses deux extrémités et forme alors une bande tendue obliquement au travers de la cavité branchiale, plus tard elle devient creuse et se remplit de corpuscules sanguins. La formation tout entière est probablement analogue au repli particulier, prolongé d'ordinaire en nombreuses lanières qui se projette normalement de la paroi dorsale dans le sac branchial des Ascidies (raphé postérieur de de Lacaze-Duthiers).

Lorsque la branchie est complètement formée, le sac branchial est divisé en une région dorsale et une région ventrale par rapport à elle; l'invagination atriale unique s'ouvre dans la première. Il ne se forme pas de fentes branchiales comparables à celles des Ascidies simples et ces formations ne sont représentées que par la communication qui s'établit entre la division dorsale du sac branchial et l'orifice atrial. Le sac branchial de la Salpe tout entier comprenant les divisions dorsale et ventrale correspond au sac branchial des Ascidies simples. L'endostyle se forme sur son côté ventral de la manière normale. La bouche apparaît au point déjà indiqué, près de l'extrémité antérieure du système nerveux (1).

(1) Brooks soutient une interprétation très différente de la nature des parties de la Salpe. Il dit (n° 7, p. 322) : « L'atrium de la Salpe, au premier stade où il a été observé,

Développement de la chaîne de Salpes sexuées. — Ma description du développement embryonnaire de la Salpe ne serait pas complète si je ne parlais un peu du développement du stolon de la génération de Salpes solitaires dont la segmentation donne naissance à une chaîne de Salpes sexuées.

La Salpe asexuée dont le développement vient d'être décrit peut être comparée au Cyathozoïde du Pyrosome dont elle diffère surtout en ce qu'elle

était composé de deux larges atria latéraux plongeant dans la cavité générale, un de chaque côté du sac branchial, et d'un très petit atrium médian... Les atria latéraux ne restent pas cependant, comme chez la plupart des Tuniciers, en rapport avec l'atrium médian et ne s'unissent pas avec la paroi du sac branchial pour former les fentes branchiales, mais se séparent bientôt complètement et les deux parois de chacun s'unissent de façon à former une large lame de tissu qui bientôt se divise pour constituer les bandes musculaires du sac branchial. » Et p. 324 : « Pendant que les atria latéraux sont le siège des phénomènes qui ont été décrits, l'atrium médian a augmenté de dimensions... Les tuniques branchiale et atriale s'unissent alors de chaque côté, de sorte que le sinus se transforme en un tube qui communique, à son extrémité postérieure, avec le cœur, et le sinus péri-viscéral et à son extrémité antérieure avec le sinus neural; ce tube est la branchie... Les centres des deux régions, latérales à la branchie, là où les deux formations (atriale et branchiale) se sont soudées sont maintenant résorbés de sorte que une seule fente branchiale longue et étroite existe de chaque côté de la branchie. La cavité branchiale est ainsi mise en communication avec l'atrium, et la face supérieure du dernier s'unit maintenant avec la tunique externe et l'orifice atrial externe se forme par résorption. »

Cette description impliquerait que la cavité atriale est un espace limité par le mésoblaste, hypothèse qui renverserait entièrement la morphologie des Ascidiens. La description de Salensky qui n'implique qu'une très grande réduction dans la dimension de la cavité atriale comparée à celle des autres types me paraît beaucoup plus probable. Les atria latéraux de Brooks paraissent n'être que des parties de la cavité générale et n'ont certainement aucun rapport avec les atria latéraux des Ascidiens ou des Pyrosomes.

Les observations de Todaro sur la Salpe (n° 38) sont très remarquables et illustrées de planches magnifiquement gravées. Ses interprétations ne paraissent cependant pas tout à fait satisfaisantes. Voici brièvement quelques-uns de ses résultats.

Pendant la segmentation il apparaît une couche de petites cellules superficielles (épiblaste) et une masse centrale de cellules plus grosses qui est séparée de la première par une cavité de segmentation partout excepté au pôle correspondant à l'extrémité libre de la poche incubatrice. En ce point les cellules épiblastiques s'invaginent dans les cellules centrales et forment la cavité digestive tandis que les cellules centrales primitives constituent le mésoblaste. L'épiblaste forme un repli que Todaro compare à l'amnios des Vertébrés, mais son origine n'est malheureusement pas décrite d'une manière satisfaisante. Les replis amniotiques se dirigent vers le placenta et entourent une cavité qui, comme ils ne se rejoignent jamais complètement, reste en communication d'une manière permanente avec le sinus sanguin maternel. Cette cavité correspond à la cavité du véritable amnios des Vertébrés supérieurs. Elle forme la cavité du placenta déjà décrite. Entre les deux replis de l'amnios est une cavité correspondant au faux amnios des Vertébrés. Un organe considéré par Todaro comme la notochorde se forme sur le cou et relie l'involution de la cavité digestive avec l'extérieur. Son existence est très transitoire.

Dans les stades plus avancés la cavité de segmentation disparaît et il se forme une véritable cavité générale par un clivage du mésoblaste.

Les interprétations de Todaro, et en partie ses descriptions, tant en ce qui a trait à la notochorde qu'à l'amnios, me paraissent tout à fait inadmissibles. Sur quelques autres parties de ses descriptions, il n'est pas possible de se former un jugement satisfaisant. Il a récemment publié une courte note sur ce sujet (n° 39) en attendant un mémoire plus considérable, mais elle est très difficile à comprendre en l'absence de planches. Il trouve cependant dans le placenta différentes parties qu'il regarde comme homologues à la caduque vraie et réfléchie des Mammifères.

atteint un développement complet. Encore à l'état embryonnaire elle donne naissance à un prolongement ou stolon qui se divise en une série de zooïdes par des constrictions transversales, de la même manière qu'une partie du germe de l'œuf du Pyrosome se divise par des constrictions transversales en quatre Ascidiozoïdes.

Le stolon apparaît sur le côté droit du corps de l'embryon près du cœur. Il est formé (Salensky, n° 35) par un diverticule de la paroi du corps dans lequel pénètrent les formations suivantes :

1° Un prolongement central creux de l'extrémité du sac respiratoire ;

2° Un prolongement latéral droit et gauche de la cavité péricardique ;

3° Du côté ventral, un prolongement cellulaire, solide, dérivé de la même masse de cellules que l'élæoblaste ;

4° Un sinus sanguin ventral et un dorsal.

Outre ces parties, il apparaît sur le côté dorsal un tube creux dont l'origine n'est pas connue et qui donne naissance au système nerveux.

Le prolongement creux du sac respiratoire est purement transitoire et disparaît sans donner naissance à aucun organe permanent. Les prolongements droit et gauche de la cavité péricardique deviennent solides et finissent par donner naissance au mésoblaste. Le prolongement cellulaire ventral est la partie la plus importante du stolon en ce qu'il donne naissance à la fois aux sacs digestif et respiratoire et aux organes génitaux des Salpes sexuées. Le stolon renfermant les organes qui viennent d'être énumérés est divisé par des constrictions transversales en une série d'anneaux. Ces anneaux ne restent pas ongtemps complets, mais sont interrompus du côté dorsal et du côté ventral. Les anneaux incomplets ainsi formés chevauchent bientôt et chacun d'eux donne naissance à une Salpe sexuée. Quoique le stolon apparaisse pendant que la Salpe asexuée est encore à l'état embryonnaire il ne se développe complètement que longtemps après qu'elle est arrivée à l'état adulte.

Appendiculaire. — Ce que nous savons du développement des Appendiculaires est dû au mémoire de Fol sur ce groupe (n° 8). Il dit simplement que le développement, autant qu'il a pu le suivre, est semblable à celui des autres Ascidiens, et que l'extrême petitesse de l'œuf ne lui a pas permis d'en poursuivre l'étude. Il dit également que la paire de pores qui conduisent de la cavité branchiale à l'extérieur est formée par des involutions de l'épiblaste allant au devant de prolongements du sac branchial.

Métagénèse.

Un des phénomènes les plus remarquables de l'histoire biologique d'un grand nombre d'Ascidiens est l'occurrence d'une alternance de générations sexuées et gemmipares. Cette alternance de générations paraît avoir tiré son origine d'une complication du processus de reproduction par bourgeonnement si commun dans ce groupe. On comprendra plus facilement le mode suivant lequel elle s'est très probablement établie en traçant une série de transitions entre le simple bonrgeonnement et une alternance complète de générations.

Dans les cas les plus simples dont les exemples sont fournis par

certaines Ascidies composées sédentaires, le processus du bourgeonnement commence par la pénétration dans le test commun d'un prolongement du corps contenant un diverticule d'une partie de la cavité digestive (1).

Entre les feuillets épiblastique et hypoblastique du bourgeon ainsi formé apparaissent également un prolongement mésoblastique et quelquefois un prolongement génital du parent.

Les systèmes d'organes du bourgeon dérivent du même feuillet que ceux de l'embryon (2). Le bourgeon finit par se détacher et à son tour donne naissance à de nouveaux bourgeons. Les bourgeons comme l'individu parent se reproduisent d'ailleurs aussi bien par génération sexuée que par bourgeonnement : les nouvelles colonies dérivant d'individus produits par génération sexuée.

Un degré de complication de plus se rencontre chez le Botrylle (Krohn, n°s 25 et 26). La larve produite par génération sexuée donne naissance à un bourgeon sur le côté droit du corps, près du cœur. Ce bourgeon se détache et le parent meurt sans développer d'organes sexuels. Le bourgeon de la seconde génération donne naissance à deux bourgeons, un droit et un gauche et, comme la larve, meurt sans atteindre la maturité sexuée. Les bourgeons de la troisième génération produisent chacun deux bourgeons, puis subissent le même sort que leur parent.

Les bourgeons de la troisième génération se placent les extrémités cloacales en contact et à la quatrième génération, il se forme un cloaque commun, et ainsi s'établit un véritable système radiaire de zooïdes dont les individus ne sont cependant pas sexués.

Les bourgeons de la quatrième génération à leur tour produisent deux ou trois bourgeons et meurent.

(1) Il n'est pas dans le cadre de cet ouvrage d'entrer dans les détails du processus du bourgeonnement. Le lecteur est renvoyé sur ce sujet plus particulièrement aux mémoires d'Huxley (n° 16 et de Kowalevsky (n° 22) sur le Pyrosome, de Salensky (n° 35) sur la Salpe, et de Kowalevsky (n° 22) sur les Ascidiens en général. Comment le bourgeonnement a-t-il fait son apparition et comment a-t-il acquis une telle prépondérance dans ces types dégradés de Chordata, est une question d'un très grand intérêt. Il est permis de supposer que le bourgeonnement a pu commencer par la division de l'embryon à un stade précoce du développement et a peu à peu été reporté par sélection naturelle à une période avancée de la vie. Peut-être y a-t-il dans le mode de bourgeonnement des Ascidiens peu de faits qui viennent à l'appui de cette hypothèse, le bourgeonnement précoce du *Didemnum* décrit par Gegenbaur étant l'argument le plus fort en sa faveur, mais elle concorde bien avec la division de l'embryon du *Lumbricus trapezoïdes* décrite par Kleinenberg et avec l'occurence assez fréquente de monstres doubles chez les Vertébrés qui peut être considérée comme un phénomène de même nature (Rauber). Le bourgeonnement embryonnaire du Pyrosome que l'on pourrait peut-être considérer comme une confirmation de cette hypothèse, ne me paraît pas lui être réellement favorable, parce que le Cyathozoïde du Pyrosome est sans aucun doute une forme de zooïde extrêmement modifiée qui a évidemment été développée spécialement à cause du singulier mode de reproduction particulier aux Pyrosomides.

(2) Les espaces atriaux forment à cette règle des exceptions un peu douteuses.

De nouveaux systèmes se forment par la continuation du processus de bourgeonnement, mais les zooïdes des systèmes secondaires ainsi formés sont sexués. Les œufs arrivent à maturité avant les spermatozoïdes, de sorte que la fécondation est croisée.

Chez le Botrylle nous avons évidemment une forme rudimentaire d'alternance de générations en ce que la larve produite sexuellement est asexuée et après une série de générations asexuées produites par gemmiparité, il apparaît des générations sexuées, qui cependant contribuent à se reproduire par bourgeonnement.

Le type d'alternance de générations qui s'observe chez le Botrylle est, comme l'a fait observer Huxley, plus marqué encore chez le Pyrosome.

Le véritable produit de l'œuf est ici (voy. p. 23) un individu rudimentaire appelé par Huxley le Cyathozoïde. Encore à l'état d'embryon celui-ci donne naissance par un processus équivalent au bourgeonnement à quatre zooïdes complètement développés (Ascidiozoïdes) semblables au parent et lui-même meurt. Les quatre Ascidiozoïdes forment une nouvelle colonie et se reproduisent par génération sexuée et donnant naissance à de nouvelles colonies par bourgeonnement déterminent l'accroissement de la colonie dont ils font partie. Tous les individus de la colonie sont sexués.

L'alternance des générations chez le Pyrosome diffère considérablement de celle du Botrylle par le fait de la grande différence anatomique entre le Cyathozoïde et les zooïdes ordinaires.

Chez la Salpe le processus est un peu différent (voy. p. 32 et 33). Les formes sexuées ne *peuvent plus se reproduire par bourgeonnement* et, quoique une série d'individus sexués soient d'abord unis ensemble sous forme de chaîne de façon à constituer une colonie comme celles des Pyrosomes et des Botrylles, ils sont cependant si peu intimement rattachés qu'ils finissent par se séparer à l'état adulte. Comme chez le Botrylle, les œufs sont mûrs avant les spermatozoïdes. Chaque individu sexué donne naissance à un seul jeune qui, quoique encore à l'état embryonnaire produit par bourgeonnement sur son côté ventral droit un « stolon ». Ce stolon se divise en une série de bourgeons latéraux après que la Salpe asexuée solitaire a commencé à mener une existence indépendante. La Salpe asexuée solitaire correspond évidemment au Cyathozoïde du Pyrosome quoique n'ayant pas, comme le Cyathozoïde, subi une métamorphose régressive.

La forme d'alternance de générations de beaucoup la plus complexe connue chez les Ascidiens est celle du *Doliolum*. La découverte de cette métamorphose est due à Gegenbaur (n° 10). La forme sexuée du *Doliolum* a un peu la forme d'un tonneau avec des bandes musculaires en forme de cercles et les orifices oral et atrial placés aux extrémités opposées du tonneau. Le nombre des fentes branchiales varie suivant l'espèce.

L'œuf donne naissance, comme on l'a vu plus haut, à un embryon pourvu d'une queue qui se développe en la forme asexuée en tonneau (fig. 18). En atteignant son développement complet, il perd son sac

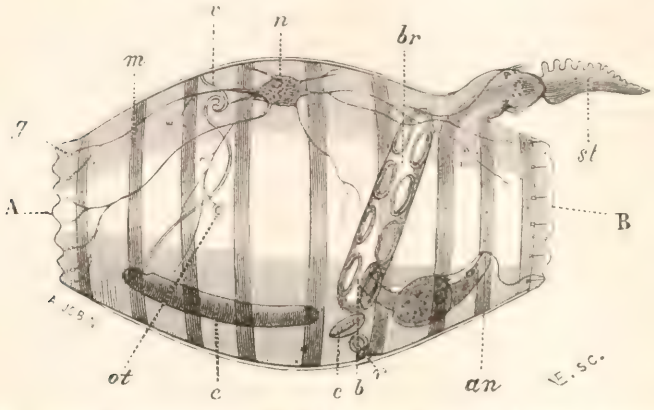


Fig. 18. — *Doliolum* première forme asexuée à stolon dorsal (d'après Keferstein et Ehlers) (*).

branchial et son tube digestif. Encore à l'état d'embryon un stolon naît de son côté dorsal dans le septième espace intermusculaire. Le stolon, comme celui de la Salpe, contient un prolongement du sac branchial (1).

Sur ce stolon se développent deux types de bourgeons entièrement différents : les bourgeons latéraux (fig. 19 B) et les bourgeons dorsaux médians (fig. 19 A).

Les bourgeons latéraux se développent en ordre régulier sur les deux côtés du stolon et les plus avancés d'entre eux sont les plus éloignés de la base du stolon. Ils donnent naissance à des formes d'organisation très différente de celle du parent. Gegenbaur les compare à une cuillère dont le récipient est formé par le sac branchial et le manche par le pédoncule qui rattache le bourgeon au stolon. L'orifice oral dans le sac branchial est dirigé en haut : chose curieuse, *il n'existe pas d'orifice atrial*. Le sac branchial est perforé par de nombreux orifices. Il conduit dans une cavité digestive qui s'ouvre directement à l'extérieur par un anus opposé à la bouche.

Les pédoncules qui rattachent les bourgeons les plus développés au stolon sont pourvus d'écailles à direction ventrale qui cachent complètement le stolon lorsqu'on regarde l'ensemble du côté ventral.

(1) Je tire cette conclusion de la figure de Gegenbaur (n° 10, pl. LVI, fig. 15). Le corps (*x*) dans cette figure me paraît être sans aucun doute le rudiment du stolon et non, comme le croit Gegenbaur, la queue larvaire.

(*) A, orifice d'entrée. — B, orifice de sortie. — e, endostyle. — b, bouche. — an, anus. — c, cœur. — g, ganglion nerveux. — ot, otocyste. — g, groupes de cellules entourant la terminaison d'un nerf. — , organe vibratile. — m, muscles. — br, branchie. — st, stolon. — r, organe en rosette.

Ces bourgeons, même après être détachés, ne présentent pas de traces d'organes génitaux et ne montrent non plus aucun signe de reproduction par bourgeonnement ; on ne sait pas ce qu'ils deviennent

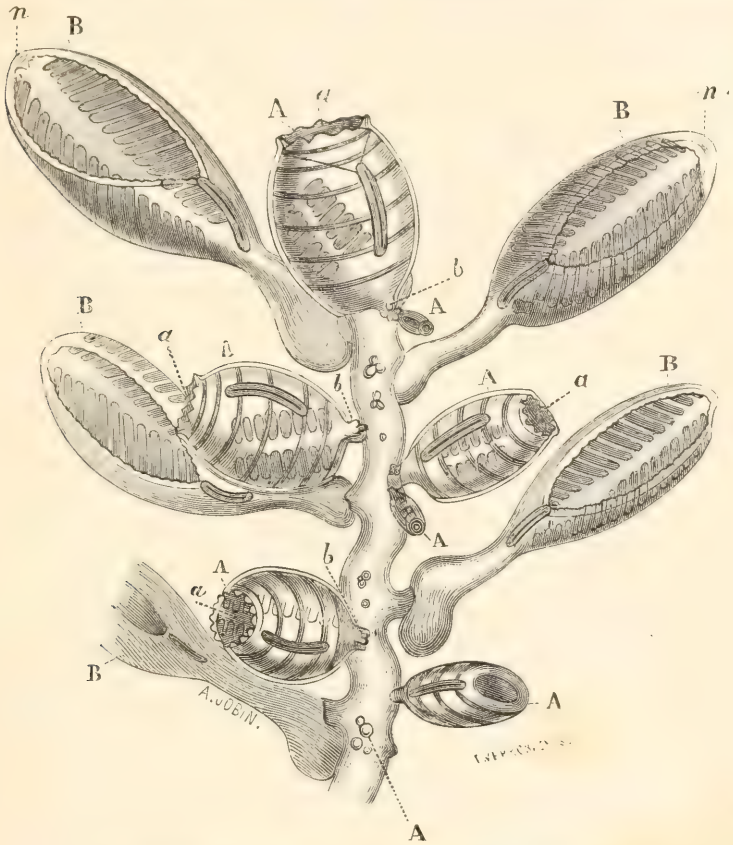


Fig. 19. — Extrémité du stolon dorsal de la première forme asexuée du *Doliolum* d'après Gegenbaur) (*).

Les bourgeons dorsaux médians n'ont pas une disposition régulière comme les bourgeons latéraux, mais se développent en paquets irréguliers, les plus éloignés de la base du stolon étant cependant les plus vieux. Ces bourgeons sont presque exactement semblables à la forme sexuée originelle ; ils n'acquièrent pas d'organes génitaux, mais sont pourvus d'un stolon attaché sur le côté ventral dans le sixième espace intermusculaire.

Ce stolon est simplement le pédoncule par lequel chaque bourgeon

(*) A, bourgeons dorsaux (deuxième forme asexuée). — B, bourgeons latéraux. — *n*, système nerveux des bourgeons latéraux. — *a*, orifice d'entrée. — *b*, stolon ventral des bourgeons dorsaux sur lequel apparaissent les rudiments des individus sexués.

médian était primitivement rattaché au stolon de la première forme asexuée.

Du stolon des bourgeons de la seconde génération naissent des bourgeons qui se développent en les formes sexuées.

Les générations du *Doliolum* peuvent être représentées par le tableau suivant :

Génération sexuée.
|
Première forme asexuée à stolon dorsal.
|

Formes en cuillère développées comme des bourgeons latéraux (histoire ultérieure inconnue).	Deuxième forme asexuée développée comme des bourgeons médians à stolon ventral.
	Génération sexuée.

(6) P. J. van Beneden. Recherches s. l'Embryogénie, l'Anat. et la Physiol. des Ascidies simples (*Mém. Acad. Roy. de Belgique*, XX).

(7) W. K. Brooks. On the development of *Salpa* (*Bull. of the Museum of Comp. Anat. at Harvard College, Cambridge Mass.*).

(8) H. Fol. *Etudes sur les Appendiculaires du détroit de Messine.* Genève et Bâle, 1872.

(9) Ganin. Neue Thatsachen a. d. Entwicklungsgeschichte d. Ascidien (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XX. 1870).

(10) C. Gegenbaur. Ueber den Entwicklungscyclus von *Doliolum* nebst Bemerkungen über die Larven dieser Thiere (*Zeit. f. wiss. Zool.*, VII. 1856).

(11) A. Giard. Études critiques des travaux d'embryogénie relatifs à la parenté des Vertébrés et des Tuniciers (*Archiv. Zool. expériment.*, I. 1872).

(12) A. Giard. Recherches sur les Synascidies (*Archiv. Zool. expériment.*, I. 1872).

(13) O. Hertwig. Untersuchungen üb. d. Bau u. d. Entwicklung des Cellulose-Mantels d. Tunicaten (*Jenaische Zeitschrift*, VII. 1873).

(14) T. H. Huxley. Remarks upon *Appendicularia* and *Doliolum* (*Phil. Trans.* 1851).

(15) Th. H. Huxley. Observations on the anatomy and physiology of *Salpa* and *Pyrosoma* (*Phil. Trans.* 1851).

(16) Th. H. Huxley. Anatomy and development of *Pyrosoma* (*Linean Trans.*, XXIII. 1860).

(17) Keferstein u. Ehlers. *Doliolum* (*Zoologische Beiträge*, 1861).

(18) A. Kowalevsky. Entwicklungsgeschichte d. einfachen Ascidien (*Mém. Acad. Pétersbourg*, 7e sér., X. 1866).

(19) A. Kowalevsky. Beitrag. z. Entwick. d. Tunicaten (*Nachrichten d. königl. Gesell. zu Göttingen.* 1868).

(20) A. Kowalevsky. Weitere Studien üb. d. Entwicklung d. einfachen Ascidien (*Archiv f. mikr. Anat.*, VII. 1871).

(21) A. Kowalevsky. Ueber Knospung d. Ascidien (*Archiv f. mikr. Anat.*, X. 1874).

(22) A. Kowalevsky. Ueber die Entwicklungsgeschichte d. *Pyrosoma* (*Archiv f. mikr. Anat.*, XI. 1875).

(23) A. Krohn. Ueber die Gattung *Doliolum* u. ihre Arten (*Archiv f. Naturgeschichte*, XVIII. 1852).

(24) A. Krohn. Ueber die Entwicklung d. Ascidien (*Müller's Archiv.* 1852).

(25) A. Krohn. Ueber die Fortpflanzungsverhaltnisse d. Botrylliden (*Archiv f. Naturgeschichte*, XXXV. 1869).

(26) A. Krohn. Ueber die früheste Bildung d. Botryllenstocke (*Archiv f. Naturgeschicte*, XXXV. 1869).

(27) C. Kupffer. Die Stammverwandschaft zwischen Ascidien u. Wirbelthieren (*Archiv f. mikr. Anat.*, VI. 1870).

(28) C. Kupffer. Zur Entwicklung d. einfachen Ascidien (*Archiv f. mikr. Anat.*, VIII. 1872).

(29) H. de Lacaze-Duthiers. Recherches sur l'organisation et l'Embryogénie des Ascidies (*Molgula tubulosa*). (*Comptes rendus, de l'Acad. des sciences*, LXX, p. 1154. 1870.

(30) H. de Lacaze-Duthiers. Les Ascidies simples des côtes de France (Développement de la Molgule) (*Archiv Zool. expériment.*, III. 1874).

(31) R. Leuckart. *Salpa* u. Verwandte (*Zoologische Untersuchungen*, II).

(32) E. Metschnikoff. Observations sur le développement de quelques Animaux (*Botryllus* et Ascidies simples) (*Bull. d. l'Acad. Pétersbourg*, XIII. 1869).

(33) H. Milne-Edwards. Observations s. l. Ascidies composées des côtes de la Manche (*Mémoires d. l'Institut*, XVIII. 1842.)

(34) W. Salensky. Ueber d. embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVII. 1877).

(35) W. Salensky. Ueber die Knospung d. Salpen (*Morphol. Jahrbuch*, III. 1877).

(36) W. Salensky. Ueber die Entwicklung d. Hoden u. über den Generationswechsel d. Salpen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX. Suppl., 1878).

(37) C. Semper. Ueber die Entstehung d. geschichteten Cellulose-Epidermis d. Ascidien (*Arbeit. a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, II. 1875).

(38) Fr. Todaro. *Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe*. Roma, 1875.

(39) Fr. Todaro. Sui primi fenomeni dello sviluppo delle Salpe (*Reale Accademia dei Lincei*, IV. 1880).

CHAPITRE III

ÉLASMOBRANCHES

L'œuf est fécondé dans l'oviducte. Dans le plus grand nombre des formes, le développement tout entier, jusqu'à ce que l'embryon soit capable de mener une existence libre s'effectue dans l'utérus, mais dans d'autres cas, l'œuf s'entoure pendant son passage dans l'oviducte, d'abord d'une couche d'albumine liquide, puis d'une enveloppe cornée dense qui a d'ordinaire la forme d'une capsule quadrilatère dont les caractères varient selon les espèces. Après la formation de cette capsule, l'œuf est pondu et le développement tout entier, à l'exception des tout premiers stades, est externe.

Chez beaucoup de formes vivipares (*Mustelus*, *Galeus*, *Carcharias*, *Sphyrna*), l'œuf est entouré, pendant les premiers stades du développement au moins, d'une coque très délicate homologue à celle des formes ovipares ; il existe d'ordinaire une couche albumineuse peu abondante. La coque et la couche albumineuse font défaut, d'après Gerbe (n° 42) chez le *Squalus spinax*.

Les genres suivants sont vivipares : *Hexanchus*, *Notidanus*, *Acanthias*, *Scymnus*, *Galeus*, *Squalus*, *Mustelus*, *Carcharias*, *Sphyrna*, *Squatina*, *Torpedo* ; au contraire les genres *Scyllium*, *Pristiurus*, *Cestracion*, *Raja*, sont ovipares (1).

L'œuf au moment de la fécondation a la forme d'une grosse masse sphérique semblable au vitellus d'un œuf d'Oiseau, mais sans membrane vitelline (2 et 3). La plus grande partie en est constituée par des sphérules ovales de vitellus nutritif réunies par une trame protoplasmique. Le protoplasma est particulièrement concentré dans une aire lenticulaire de petite dimension appelée le disque germinatif qui n'est pas séparée par une ligne bien définie du reste de l'œuf. Des sphérules vitellines sont présentes dans ce disque comme ailleurs, mais elles sont beaucoup plus petites et de caractère différent.

La segmentation a le caractère méroblastique normal (fig. 20, et

(1) Pour plus de détails, voy. Müller n° 48.

(2) Voy. vol. I, p. 56.

(3) Schenk et Hoffmann soutiennent l'existence d'une membrane vitelline très délicate (C. K. Hoffmann. Contributions à l'histoire du développement des Plagiostomes (*Arch. néerl. des sc. ex. et nat.*, XVI, 1880). (*Trad.*)

est limitée au disque germinatif. Avant qu'elle ne commence, le disque germinatif exécute des mouvements amœboïdes. Pendant la segmentation, des noyaux apparaissent spontanément (?) dans le vitellus adjacent au disque germinatif (fig. 20, *nx'*) et autour d'eux s'isolent

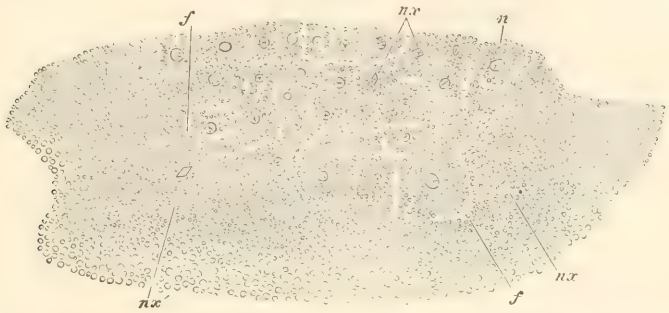


Fig. 20. — Coupe du disque germinatif d'un embryon de *Pristiurus* pendant la segmentation (*).

des portions de vitellus avec leur réseau protoplasmique. Ainsi se forment des cellules qui s'ajoutent à celles provenant de la segmentation proprement dite. Même après la segmentation, il existe de nombreux noyaux dans la matière granuleuse sous-jacente au blastoderme (fig. 21, A, *n'*), et autour de ceux-ci se forment continuellement des cellules qui entrent dans le blastoderme et sont plus particulièrement destinées à former l'hypoblaste. Le rôle spécial de beaucoup de ces cellules est exposé en détail plus loin.

A la fin de la segmentation, le blastoderme forme un disque un peu lenticulaire plus épais à un bord qu'à l'autre, le bord épaissi étant la région où va se former l'embryon. Il est divisé en deux couches, une couche supérieure l'épiblaste, formée d'une seule rangée de cellules columnaires, et une couche inférieure, l'hypoblaste primitif consistant dans le reste des cellules du blastoderme et formant une masse épaisse de plusieurs couches. Ces cellules sont appelées cellules du feuillet profond pour les distinguer du véritable hypoblaste qui est un de leurs produits.

Une cavité apparaît de très bonne heure dans les cellules du feuillet profond près de l'extrémité non embryonnaire du blastoderme, mais les cellules disparaissent ensuite du plancher de cette cavité qui est alors située entre le vitellus et les cellules du feuillet profond (fig. 21, A, *sc*). Cette cavité est la cavité de segmentation équivalente à celle de l'*Amphioxus*, des Amphibiens, etc. Le point le plus important à noter à propos de cette cavité est la période relativement tardive où elle fait son apparition et le fait que son toit est formé à la fois par

(*) *n*, noyau. — *nx*, noyau modifié pour la division. — *nx'*, noyau modifié dans le vitellus. — *f*, sillon apparaissant dans le vitellus adjacent au disque germinatif.

l'épiblaste et par les cellules du feuillet profond. A cause de la grande dimension de la cavité de segmentation, le blastoderme forme une

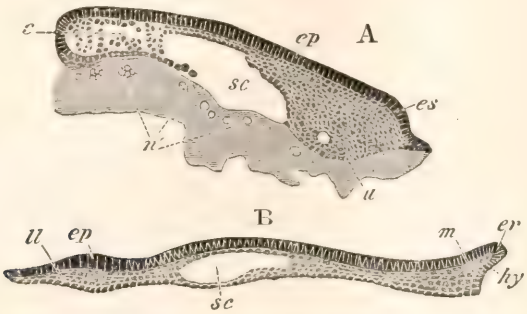


Fig. 21. — Deux coupes longitudinales du blastoderme d'un embryon de *Pristiurus* à des stades antérieurs à la formation du sillon médullaire (*).

couche mince au-dessus de cette cavité et un bourrelet épaissi autour de ses bords.

L'épiblaste au stade suivant se replie sur un arc peu étendu de l'extrémité embryonnaire du blastoderme où il est en continuité avec les cellules du feuillet profond ; en même temps quelques-unes des cellules du feuillet profond de l'extrémité embryonnaire du blastoderme prennent une forme columnaire et constituent l'hypoblaste véritable. La portion du blastoderme où l'épiblaste et l'hypoblaste sont en continuité, forme une saillie qui sera appelée le *rebord terminal de l'embryon* (fig. 21, B, *er*).

Ce rebord terminal est une formation très importante puisqu'elle représente la portion dorsale de la lèvre du blastopore de l'*Amphioxus*. L'espace intermédiaire entre elle et le vitellus représente le commen-

Fig. 22. — Coupe longitudinale du blastoderme d'un embryon du *Pristiurus* du même âge que celui représenté dans la figure B (**).

cement du mésentéron dont l'hypoblaste à la face interne de la lèvre est la paroi dorsale. La paroi ventrale du mésentéron est d'abord formée seulement de vitellus nutritif retenu par une trame protoplasmique renfermant de nombreux noyaux. La cavité sous-jacente à la lèvre

(* *ep*, épiblaste. — *er*, rebord terminal de l'embryon. — *m*, mésoblaste. — *al*, mésentéron.

(** *ep*, épiblaste. — *ll*, cellules du feuillet profond ou hypoblaste primitif. — *m*, mésoblaste. — *hy*, hypoblaste. — *sc*, cavité de segmentation. — *es*, renflement embryonnaire. — *n*, noyaux du vitellus. — *er*, rebord terminal de l'embryon. — *c*, cellules du feuillet profond à l'extrémité non embryonnaire du blastoderme.

augmente rapidement de dimension (fig. 22, *al*) par la conversion continue de cellules du feuillet profond en hypoblaste columnaire sur une ligne axiale qui va du milieu du rebord terminal embryonnaire vers le centre du blastoderme. La différenciation continue de l'hypoblaste vers le centre du blastoderme correspond à l'invagination de l'*Amphioxus*. Pendant la formation du rebord terminal de l'embryon, le blastoderme s'étend considérablement, mais à l'exception du rebord embryonnaire, il garde sa constitution primitive.

La cavité de segmentation subit cependant des changements importants. Il se forme au-dessous d'elle un plancher de cellules du feuillet profond dérivées en partie de replis des parois latérales, mais surtout de la formation de cellules autour des noyaux du vitellus (fig. 21). Peu après l'apparition du plancher cellulaire, la cavité de segmentation tout entière s'oblitère (fig. 22).

La disparition de la cavité de segmentation correspond sous le rapport du temps avec la formation de l'hypoblaste par pseudo-invagination décrite plus haut, et est probablement due à cette pseudo-invagination, de la même manière que la disparition de la cavité de segmentation de l'*Amphioxus* est due à la véritable invagination de l'hypoblaste.

Lors de la première apparition du rebord terminal de l'embryon, il n'y a aucune indication extérieure de la distinction entre l'embryon et le reste du blastoderme, mais lorsqu'elle a atteint quelque importance, la position de l'embryon est marquée par l'apparition d'une aire en forme de bouclier qui s'étend du bord de la margelle vers l'intérieur et est formée de deux replis limitant un sillon (fig. 34 B, *mg*) qui a son maximum de profondeur au bord du blastoderme et s'atténue graduellement en se rapprochant du centre. Ce sillon est le sillon médullaire et sa terminaison au bord du blastoderme est l'extrémité postérieure de l'embryon.

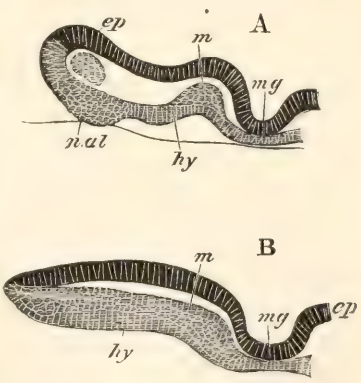


Fig. 23. — Deux coupes transversales d'un embryon du même âge que celui de la figure 22 (*).

C'est vers le moment de son apparition que le mésoblaste commence à se constituer d'une manière définie.

Au bord de la margelle embryonnaire, l'épiblaste et les cellules du

(*) A, coupe dans la région antérieure. — B, coupe dans la région postérieure.
mg, sillon médullaire. — *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste. — *n.al*, cellules formées autour des noyaux du vitellus qui ont pénétré dans l'hypoblaste. — *m*, mésoblaste. Ces coupes montrent l'origine du mésoblaste.

feuillet profond sont en continuité. Immédiatement au-dessous de la gouttière médullaire, comme on le voit surtout en coupe transversale (fig. 23), toutes les cellules du feuillet profond se transforment en hypoblaste et le long de cette ligne, l'hypoblaste columnaire est en contact avec l'épiblaste sus-jacent. Sur les côtés, il n'en est pas de même, mais à la jonction de l'épiblaste et des cellules du feuillet profond, celles-ci restent non différenciées. A quelque distance du bord, les cellules du feuillet profond se divisent en deux couches distinctes, l'une inférieure en continuité avec l'hypoblaste de la ligne médiane et l'autre supérieure, située entre celle-ci et l'épiblaste (fig. 23 B). La couche supérieure est le commencement du mésoblaste (*m*). Le mésoblaste apparaît ainsi en deux plaques latérales indépendantes, une de chaque côté du sillon médullaire, qui en arrière sont en continuité avec les cellules du feuillet profond non différenciées dans le rebord terminal de l'embryon. Les plaques mésoblastiques sont d'abord très courtes et ne s'étendent pas à l'extrémité antérieure de l'embryon. Bientôt cependant elles s'étendent en avant comme deux bourrelets latéraux attachés à l'hypoblaste, un de chaque côté du sillon médullaire (fig. 23 A, *m*). Ces bourrelets se séparent de l'hypoblaste et forment deux plaques plus minces en avant qu'en arrière ; mais encore en continuité au bord du blastoderme avec les cellules non différenciées de la lèvre du blastopore, et sur les côtés avec des cellules du feuillet profond de la partie non embryonnaire du blastoderme. Il résulte de ce mode de développement du mésoblaste qu'il peut être décrit comme naissant de la paroi du tube digestif sous la forme d'une paire de prolongements solides, qui diffèrent des diverticules mésoblastiques de la paroi de l'archentéron chez l'*Amphioxus*, seulement en ce qu'ils ne contiennent pas un prolongement de la cavité digestive.

Le diagramme (fig. 24 B), représentant une coupe longitudinale de l'embryon peut donner une idée générale de la structure du blastoderme à ce stade. Dans cette figure, l'épiblaste est représenté en blanc et se montre en continuité à la lèvre du blastopore (*x*) avec l'hypoblaste ombré. Entre l'épiblaste et l'hypoblaste, on voit une des plaques latérales du mésoblaste représentée par des cellules noires à contours blancs. Les cellules du feuillet profond du blastoderme extérieures à l'embryon sont représentées de la même manière que le mésoblaste. La cavité digestive se voit en *al* et au-dessous d'elle le vitellus avec des noyaux (*n*). La cavité de segmentation est représentée comme persistant encore, quoique à cette stade elle ait en réalité disparu.

Quant à l'accroissement du blastoderme, il est à noter qu'il s'est considérablement étendu sur le vitellus. Son bord forme un bourrelet marqué qui est dû moins à un épaississement qu'à une courbure de l'épiblaste. Ce bourrelet est en continuité avec le rebord terminal de

l'embryon qui graduellement se concentre en deux protubérances, une de chaque côté de la queue de l'embryon, protubérances formées sur-

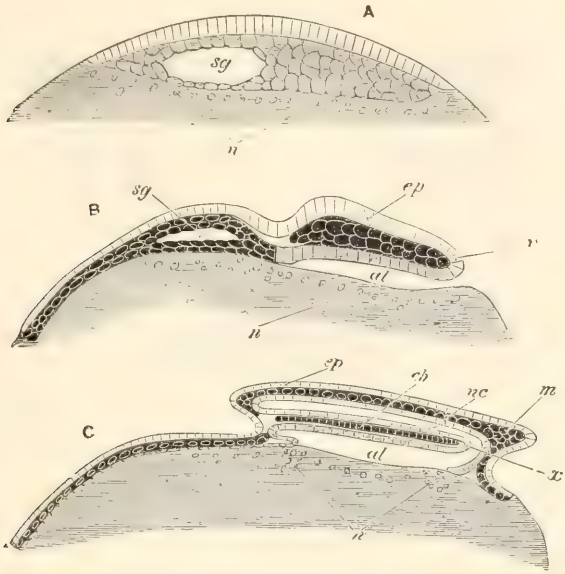


Fig. 24. — Coupes diagrammatiques longitudinales d'un embryon d'Élasmobranche.

Les éléments de l'épiblaste sont représentés en blanc, ceux du mésoblaste en noir avec contours blancs ; ceux de l'hypoblaste et les cellules du feuillet profond sont simplement ombrés (*).

tout par des masses de cellules du feuillet profond non différenciées ; ces protubérances recevront le nom de protubérances caudales.

A ce stade, les trois feuillets du corps, épiblaste, mésoblaste et hypoblaste, sont constitués d'une manière définie. On peut maintenant tracer brièvement l'histoire ultérieure de chacun d'eux.

L'épiblaste. — Tandis que la plus grande partie de l'épiblaste devient l'épiderme externe dont des involutions forment les fossettes olfactives et auditives, le cristallin, la cavité buccale et l'anus ; la partie du même feuillet qui tapisse la gouttière médullaire forme le système nerveux central et la cupule optique. La gouttière médullaire s'étend d'abord jusqu'à l'extrémité antérieure de la plaque médullaire ;

(*) *ep*, épiblaste. — *m*, mésoblaste. — *al*, cavité digestive. — *sg*, cavité de segmentation. — *nc*, canal neural. — *ch*, notochorde. — *x*, point où l'épiblaste et l'hypoblaste sont en continuité à l'extrémité postérieure de l'embryon. — *n*, noyaux du vitellus.

A, coupe d'un jeune blastoderme, avec cavité de segmentation entourée par les cellules du feuillet profond.

B, blastoderme plus âgé avec l'embryon dans lequel l'hypoblaste et le mésoblaste sont distinctement formés et dans lequel la fente digestive a fait son apparition. La cavité de segmentation est représentée comme encore présente quoiqu'à ce stade elle ait en réalité disparu.

C, blastoderme plus âgé ; le canal neural de l'embryon est formé et communique en arrière avec le tube digestif. La notochorde, quoique ombrée comme le mésoblaste, appartient en réalité à l'hypoblaste.

mais la partie antérieure de cette plaque s'élargit bientôt, et la plaque tout entière prend une forme de spatule (fig. 34 C, *h*, et fig. 25 A et B).

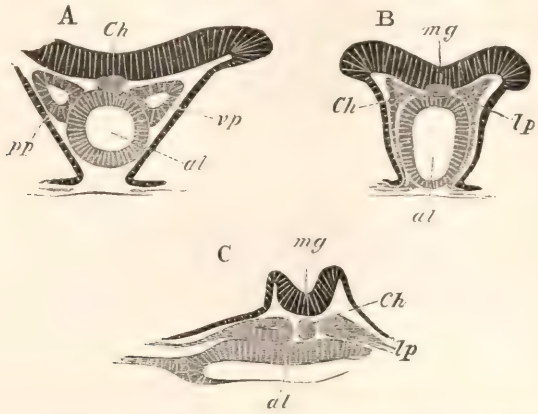


Fig. 25. — Trois coupes d'un embryon de *Pristiurus* un peu plus jeune que celui représenté dans la figure 34 C (*).

La partie élargie forme l'encéphale et peut être appelée plaque céphalique.

La partie postérieure du canal devient rapidement plus profonde que le reste (fig. 25 C), et les replis médullaires s'unissent du côté dorsal et transforment l'extrémité postérieure du sillon en un canal clos, pendant que le sillon reste encore largement ouvert dans le reste de son étendue. Le canal médullaire ne se termine pas en arrière par une extrémité aveugle, mais forme simplement un tube non fermé à l'une et à l'autre extrémité. L'importance de ce fait apparaîtra plus loin.

Peu après que les replis médullaires se sont rejoints en arrière, le canal tout entier se ferme de la manière ordinaire par la jonction et la coalescence des deux replis. Dans le cours de la fermeture de la gouttière médullaire, les bords de la plaque céphalique qui ont d'abord une courbure ventrale se recourbent en haut de la manière normale et enferment la portion céphalique dilatée du canal médullaire. La fermeture du canal médullaire a lieu plus tôt dans la tête et dans le cou que dans la région dorsale.

On ne rencontre pas à l'extrémité antérieure du canal un pore antérieur comme chez l'*Amphioxus* et les Ascidiens. Les phénomènes ultérieurs de la différenciation du système nerveux sont décrits dans

(*) A, coupe de la plaque céphalique.
B, coupe de la partie postérieure de la plaque céphalique. — C, coupe du tronc.
Ch, notochorde. — *mg*, sillon médullaire. — *al*, cavité digestive. — *lp*, plaque latérale du mésoblaste. — *pp*, cavité générale.

un chapitre spécial ; il suffit de dire ici que les parois de la gouttière médullaire ne donnent pas seulement naissance au système nerveux central, mais aussi au système nerveux périphérique.

Le mésoblaste. — Nous avons laissé le mésoblaste constitué par deux plaques latérales continues en arrière avec les cellules non différenciées des protubérances caudales.

Les cellules qui les composent se disposent en deux lames (fig. 25 C, *lp*), une lame splanchnique accolée à l'hypoblaste et une lame somatique accolée à l'épiblaste. Entre ces deux lames se développe bientôt dans la région de la tête une cavité bien marquée (fig. 25 A, *pp*) qui plus tard se continue dans la région du tronc et forme la cavité générale primitive, équivalente à la cavité qui chez l'*Amphioxus* apparaît comme un diverticule de l'archentéron. Les cavités des deux côtés sont à l'origine entièrement indépendantes.

En même temps qu'apparaît la différenciation en lames somatique et splanchnique, les plaques mésoblastiques sont, dans la région du tronc, partiellement divisées par une série de lignes transversales en somites mésoblastiques. Les portions dorsales des plaques seulement subissent cette division, les portions ventrales restant absolument intactes. De là il résulte que chaque plaque est divisée en une portion dorsale adjacente au canal médullaire qui se divise en somites et peut être appelée la *plaque vertébrale*, et une portion ventrale non ainsi divisée qui peut être appelée la *plaque latérale ;* ces deux portions à ce stade sont en continuité l'une avec l'autre, et la cavité générale s'étend à l'origine sans interruption jusqu'au sommet des plaques vertébrales (fig. 26).

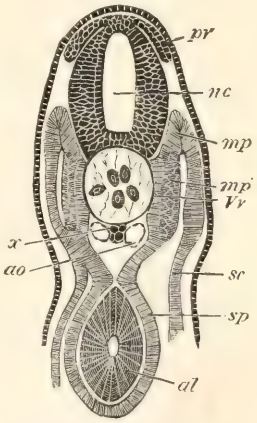


Fig. 26. — Coupe transversale du tronc d'un embryon un peu plus âgé que celui représenté dans la figure 34 E (*).

Le premier changement détermine la séparation complète de la portion vertébrale et de la portion latérale de chaque plaque ; par là la partie supérieure segmentée de la cavité générale se trouve isolée et sans rapports avec la partie inférieure non segmentée. Comme conséquence de ce changement, la plaque vertébrale vient à consister en une série de corps rectangulaires, les somites mésoblastiques, constitués chacun par deux lames, une lame somatique et une lame splanchnique, séparées par une cavité originellement

(*) *nc*, canal neural. — *pr*, racine postérieure d'un nerf spinal. — *x*, tige subnotochordale. — *ao*, aorte. — *sc*, mésoblaste somatique. — *sp*, mésoblaste splanchnique. — *mp*, plaque musculaire. — *mp'*, portion de plaque musculaire transformée en muscle. — *Vv*, portion de la plaque vertébrale qui donnera naissance aux corps vertébraux. — *al*, cavité digestive.

continue avec la cavité générale (fig. 28, *mp*). La lame splanchnique des plaques bourgeonne des cellules pour former les rudiments du corps des vertèbres qui sont d'abord séparées dans les mêmes plans que les somites mésoblastiques (fig. 27, *Vr*). Les plaques elles-mêmes persistent comme plaques musculaires et donnent naissance à tout le système des muscles volontaires du corps. Les plaques vertébrale et latérale restent rattachées par un isthme renfermant un prolongement étroit de la cavité générale (fig. 28 B, *st*) qui donne naissance, comme on le verra dans un chapitre spécial, aux tubes segmentaires et à d'autre parties de l'appareil excréteur.

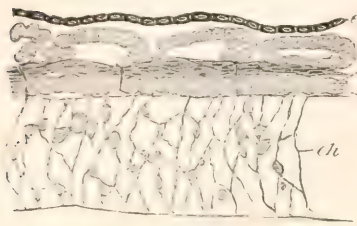


Fig. 27. — Coupe horizontale du tronc d'un embryon de *Scyllium*, beaucoup plus jeune que celui représenté dans la figure 34 F (*).

Pendant ce temps, les plaques latérales des deux côtés s'unissent à la face ventrale dans toute l'étendue des régions intestinale et cardiaque du corps, et les deux cavités primitivement isolées qu'elles contiennent entrent en coalescence. Dans la queue cependant, les plaques latérales ne s'unissent à la face ventrale que plus tard et leurs cavités restent distinctes jusqu'à ce qu'elles soient oblitérées.

A l'origine, la cavité péricardique est en continuité avec la cavité générale; mais elle vient à en être séparée par l'établissement d'une adhérence entre le foie et la paroi abdominale et par une cloison horizontale dans laquelle pénètrent les deux canaux de Cuvier (fig. 28 A, *sc*) Deux perforations de cette cloison (fig. 28 A) établissent une communication permanente entre les cavités.

Les parties qui dérivent des deux lames du mésoblaste, non compris les organes spéciaux ou le système vasculaire, sont les suivantes :

La lame somatique forme :

1° Une partie considérable du système des muscles volontaires du corps;

2° Le derme;

3° Une grande partie du tissu conjonctif intermusculaire;

4° Une partie de l'épithélium péritonéal.

La lame splanchnique forme;

1° Une grande partie du système des muscles volontaires;

2° Une partie du tissu conjonctif intermusculaire;

3° Le squelette axial et le tissu conjonctif qui l'entoure;

(*) La coupe passe au niveau de la notochorde et montre les plaques musculaires se séparant des cellules qui forment les corps des vertèbres.

ch, notochorde. — *ep*, épiblaste. — *Vr*, rudiment de corps vertébral. — *mp*, plaque musculaire. — *mp'*, portion de plaque musculaire déjà différenciée en muscles longitudinaux.

4° La paroi musculaire et conjonctive du tube digestif;
5° Une partie de l'épithélium péritonéal.

Dans la région céphalique, le mésoblaste ne se divise pas dès l'abord en

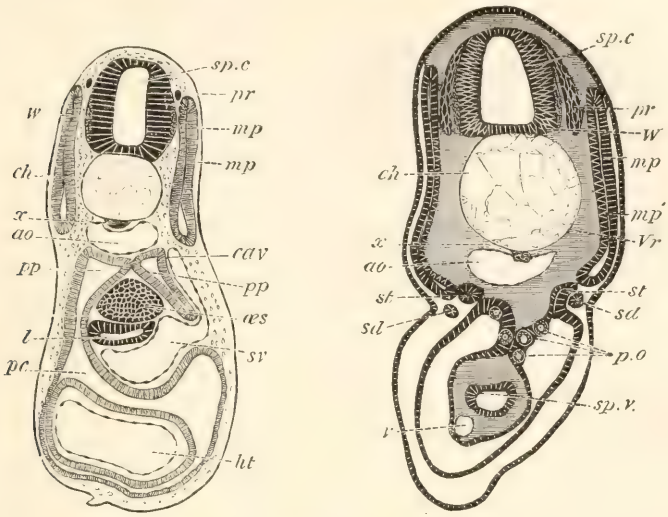


Fig. 28. — Coupes du tronc d'un embryon de *Scyllium* un peu plus jeune que celui représenté dans la figure 34 F (*).

somites ; mais après la formation des fentes branchiales, il s'établit une division qui paraît être équivalente à la segmentation du mésoblaste du tronc. Cette division détermine la fragmentation de la portion céphalique de la cavité générale en une série de segments séparés dont l'un est représenté dans la figure 29, *pp*. Les parois de ces segments doivent former les principaux muscles des fentes branchiales et probablement aussi les muscles de l'arc mandibulaire, de l'œil et des autres parties. Les portions céphaliques de la cavité générale seront désignées sous le nom de *cavités céphaliques*.

Fig. 29. — Coupe horizontale de l'avant-dernier arc viscéral d'un embryon de *Pristiurus* (**).

Outre les parties déjà mentionnées, le mésoblaste donne naissance

(*) La fig. A montre la séparation de la cavité générale et de la cavité péricardique par une cloison horizontale dans laquelle pénètrent les canaux de Cuvier ; sur le côté gauche on voit le passage étroit qui continue à mettre les deux cavités en communication. — La coupe B menée par une portion postérieure du tronc montre l'origine des tubes segmentaires et des ovules primitifs.

sp.c, canal spinal. — *W*, substance blanche de l'axe nerveux. — *pr*, commissure réunissant les racines postérieures des nerfs. — *ch*, notochorde. — *x*, tige subnotochordale. — *ao*, aorte. — *sv*, sinus veineux. — *cav*, veine cardinale. — *ht*, cœur. — *pp*, cavité générale. — *pc*, cavité péricardique. — *œs*, œsophage solide. — *l*, foie. — *mp*, plaque musculaire. — *mp'*, couche interne de la plaque musculaire. — *Vr*, rudiment du corps vertébral. — *st*, tube segmentaire. — *sp.v*, valvule spirale. — *v*, veine sous-intestinale.

(**) *ep*, épiblaste. — *vc*, diverticule hypoblastique qui formera les parois d'une fente viscérale. — *pp*, segment de la cavité générale dans l'arc viscéral. — *aa*, crosse aortique.

à tout le système vasculaire et à l'appareil génital. Le cœur est formé par une partie du mésoblaste splanchnique et le système génital par une portion du mésoblaste de la partie dorsale de la cavité générale.

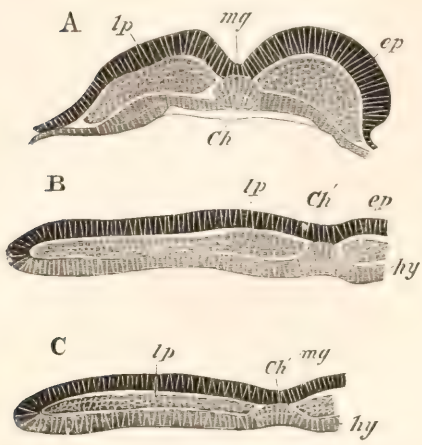


Fig. 30. — Trois coupes d'un embryon de *Prostiurus* un peu plus avancé que celui représenté dans la figure 34 B (*).

L'hypoblaste. — Très peu de temps après la formation des plaques mésoblastiques comme des différenciations latérales des cellules du feuillet profond, il se manifeste une différenciation axiale de l'hypoblaste qui donne naissance à la notochorde à peu près de la même manière que chez l'*Amphioxus*.

A l'origine, l'hypoblaste forme sur la ligne axiale une seule couche en contact avec l'épiblaste. Le long de cette ligne il apparaît bientôt à l'extrémité céphalique de l'embryon un épaississement de l'hypoblaste en forme de tige (fig. 30. B et C, *ch*) qui s'étend ensuite graduellement en arrière. C'est le rudiment de la notochorde ; il reste quelque temps attaché à l'hypoblaste et s'en sépare d'abord à l'extrémité céphalique de l'embryon (fig. 30 A, *ch*), puis la séparation procède vers l'extrémité postérieure.

Une série de coupes pratiquées dans un embryon peu après la première différenciation de la notochorde présente les caractères suivants.

Dans les coupes les plus postérieures, l'hypoblaste conserve une structure parfaitement normale et une épaisseur uniforme dans toute son étendue. Dans les quelques coupes suivantes (fig. 30 C, *ch'*), il se montre légèrement épaissi immédiatement au-dessous de la gouttière médullaire. Le feuillet qui ailleurs, est constitué par une seule rangée de cellules, en présente ici deux rangées, mais ne montre aucun signe de division en deux couches distinctes.

Dans les quelques coupes suivantes, l'épaississement de l'hypoblaste devient beaucoup plus prononcé ; nous avons en réalité un bourrelet qui fait saillie de l'hypoblaste vers l'épiblaste (fig. 30 B, *ch'*) ; ce bourrelet est fortement pressé contre l'épiblaste qu'il déprime légèrement. L'hypoblaste dans la région du bourrelet est formé de deux couches de cellules, le bourrelet étant entièrement dû à la couche supérieure.

Dans les coupes plus antérieures, une tige cylindrique que l'on peut immédiatement reconnaître comme la notochorde et qui se continue avec

(*) Ces coupes sont destinées à montrer le mode de développement de la notochorde. — *ch*, notochorde — *ch'* notochorde en voie de développement. — *mg*, sillon médullaire. — *lp*, plaque latérale du mésoblaste. — *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste.

le bourrelet qui vient d'être décrit commence à se détacher de l'hypoblaste (fig. 30 A, *ch*). Il est difficile de dire à quel point la séparation s'effectue complètement, car on peut observer toutes les transitions entre une séparation complète et une fixation complète.

Peu après la séparation de la notochorde, un pont assez épais réunit les deux moitiés de l'hypoblaste, mais ce pont est en avant extrêmement délicat et mince et dans quelques cas n'est visible qu'avec de très forts grossissements. Dans quelques coupes, j'ai observé des indications possibles d'un processus semblable à celui décrit par Calberla pour la Lamproie, par lequel les parties latérales de l'hypoblaste s'étendent sous la partie axiale et l'isolent ainsi pour en former directement la notochorde.

Il n'est pas possible de décider d'une manière absolue si la notochorde doit être regardée comme une différenciation axiale de l'hypoblaste ou comme une différenciation axiale des cellules du feuillet profond.

Les faits fournis par le développement tant chez l'*Amphioxus* que chez les Élasmobranches tendent vers la première interprétation, mais la différenciation presque simultanée de la notochorde et des plaques mésoblastiques conduit à la supposition que la notochorde peut n'être qu'une plaque médiane de mésoblaste développée un peu plus tard que les deux plaques latérales.

Nous avons laissé le tube digestif ou mésentéron à l'état d'espace vide entre l'hypoblaste et le vitellus, terminé en cœcum en avant, ouvert en arrrière par un large orifice, le blastopore ou anus de Rusconi (Voy. fig. 24 B).

La conversion de cette cavité irrégulière en un canal clos commence d'abord à l'extrémité antérieure. Deux phénomènes distincts prennent part à cette conversion. L'un est la séparation de l'embryon du blastoderme par un repli, l'autre une simple extension de cellules indépendante de tout repli. Au premier de ces phénomènes est due la profondeur et l'étroitesse de la cavité digestive, le second détermine la formation de la paroi ventrale. La séparation de l'embryon du blastoderme par un repli ressemble exactement au phénomène semblable dans l'embryon d'Oiseau. Le repli est parfaitement continu autour de la tête de l'embryon, mais il est commode de distinguer un repli céphalique et deux replis latéraux.

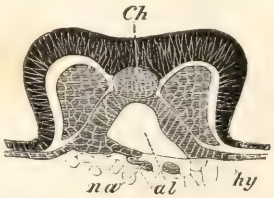


Fig. 31. — Coupe de la partie antérieure d'un embryon de *Pristiurus* pour montrer la formation de la cavité digestive (*).

La fermeture de la paroi ventrale du tube digestif présente beaucoup plus d'intérêt que la nature de ces replis. Celle-ci a son origine dans la prolifération de cellules des deux côtés de la ligne médiane (fig. 28).

(*) *Ch*, notochorde. — *hy*, hypoblaste. — *al*, cavité digestive. — *na*, cellules nées dans le vitellus et formant la paroi ventrale du tube digestif.

Les cellules qui y prennent part n'ont pas cependant leur origine principale dans les cellules hypoblastiques préexistantes, mais sont formées *de novo* autour des noyaux du vitellus dont il a déjà été parlé (fig. 31, *na*). La paroi ventrale du mésentéron est en réalité, au moins en grande partie, formée par une différenciation du plancher vitellin primitif.

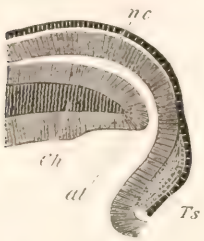


Fig. 32. — Coupe verticale longitudinale d'un embryon un peu plus jeune que celui représenté dans la figure 34 D (*).

L'isolement de l'embryon et la fermeture du tube digestif procèdent rapidement dans la partie antérieure du corps, et non seulement une partie considérable du tube digestif est formée, mais une grande partie de la tête est complètement séparée du vitellus avant que la gouttière médullaire ne soit fermée.

La portion postérieure du tube digestif reste longtemps dans son état primitif. Enfin cependant, elle commence aussi à se fermer par le rapprochement et la coalescence des lèvres du blastopore. La particularité la plus importante de la fermeture du tube digestif en arrière consiste dans ce fait qu'une continuité semblable à celle observée chez l'*Amphioxus* persiste entre les cavités neurale et digestive. Cela est dû à ce que les replis médullaires sont en continuité à l'extrémité de la queue avec les lèvres du blastopore qui circonscrivent l'extrémité postérieure du tube digestif; de sorte que lorsque les replis médullaires se rejoignent pour former un canal, ce canal est en continuité avec le tube digestif qui se ferme en même temps. En d'autres termes, les replis médullaires embrassent le blastopore qui par conséquent ne se ferme pas absolument mais reste ouvert sur le plancher du canal neural. On verra plus loin que c'est seulement la partie postérieure du blastopore qui se ferme pendant ce processus, et que la partie antérieure et ventrale reste longtemps ouverte. La disposition générale des parties au moment où l'extrémité postérieure du mésentéron se ferme est représentée dans la figure 32. Les mêmes points sont représentés d'une manière diagrammatique dans la coupe longitudinale de la figure 21 C.

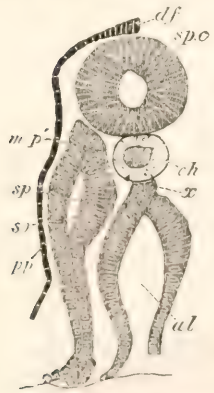


Fig. 33. — Coupe transversale de la région caudale d'un embryon de *Pristiurus* du même âge que celui représenté dans la figure 34 E (**).

(*) La coupe montre la communication qui existe entre les canaux neural et digestif.
m, canal neural. — *al*, cavité digestive. — *Ch*, notochorde. — *Ts*, protubérance caudale.
(**) *df*, nageoire dorsale. — *sp.c*, cordon médullaire. — *pp*, cavité générale. — *sp*, lame splanchnique du mésoblaste. — *sv*, lame somatique du mésoblaste. — *cap*, commencement de la différenciation des muscles. — *ch*, notochorde. — *x*, tige subnotochordale naissant comme une différenciation de la paroi dorsale de la cavité digestive. — *al*, cavité digestive.

La partie moyenne du tube digestif est la dernière à se fermer, puisqu'elle persiste jusqu'à une période avancée de la vie embryonnaire à l'état de canal ombilical ou vitellin réunissant le sac vitellin à la cavité digestive. Le canal ombilical débouche dans le tube digestif immédiatement en arrière de l'orifice du canal hépatique.

A un stade assez précoce du développement, il se sépare de la paroi dorsale du tube digestif une tige (fig. 33 et 27), qui est désignée sous le nom de tige subnotochordale. Elle est située immédiatement au-dessous de la notochorde et disparaît pendant la vie embryonnaire.

Caractères généraux de l'embryon des Élasmobranches aux stades successifs.

Peu de temps après que les trois feuillets germinatifs sont établis d'une manière définitive, le rudiment de l'embryon, vu superficiellement, consiste en une plaque oblongue qui s'étend de la périphérie vers le centre du blastoderme et est limitée du côté interne par un repli céphalique et deux replis latéraux (fig. 34 A). Cette plaque est la plaque médullaire ; sur sa ligne axiale est une gouttière peu profonde, le sillon médullaire (*mg*). Le rudiment de l'embryon s'accroît rapidement en longueur et prend une forme de spatule (fig. 34 C). Sa partie antérieure, celle éloignée du bord du blastoderme, se dilate bientôt en une large plaque, la plaque céphalique (*h*), pendant que l'extrémité caudale située au bord du blastoderme s'élargit elle-même, étant formée d'une paire de protubérances, les protubérances caudales (*ts*) dérivées des parties latérales du rebord terminal embryonnaire primitif. A ce stade, un certain nombre de somites mésoblastiques sont déjà formés, mais ne sont pas représentés dans ma figure. Ce sont les somites antérieurs du tronc et ceux situés plus en arrière, continuent à se former comme chez les Chétopodes entre le dernier formé et l'extrémité du corps. L'accroissement du corps en longueur a surtout lieu par l'accroissement de la région intermédiaire au dernier somite mésoblastique et à l'extrémité de la queue. La portion antérieure du corps est maintenant complètement séparée du blastoderme et le sillon médullaire du premier stade est transformé en un canal clos.

Au stade suivant (fig. 34 D), l'embryon est assez séparé du vitellus, tant en avant qu'en arrière, pour qu'on puisse facilement reconnaître ses différentes parties.

L'embryon est attaché au vitellus par un pédoncule ou cordon distinct qui dans les stades suivants se rétrécit et s'allonge peu à peu et est appelé le cordon ombilical (*so.s*). Le canal médullaire est maintenant complètement clos. La région antérieure constitue l'encéphale, et dans cette partie de légers étranglements non visibles dans l'embryon examiné par transparence séparent les trois vésicules qui sont désignées

sous les noms de cerveau antérieur, moyen et postérieur. Du cerveau antérieur naît de chaque côté un diverticule qui est le premier rudiment des vésicules optiques (*op*). Les protubérances caudales sont encore visibles.

Les tissus sont maintenant devenus très transparents, et on peut distinguer sur les côtés dix-sept somites mésoblastiques. La notochorde

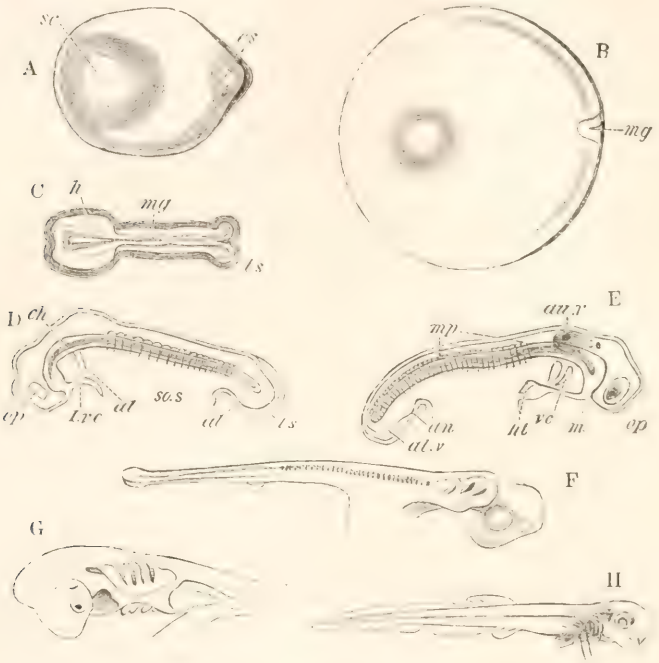


Fig. 34. — Vues d'embryons d'Élasmobranches (*).

(*) A à F, *Pristiurus* ; G et H, *Scyllium* :

qui s'est formée longtemps avant le stade représenté dans la figure 34 D est aussi alors distinctement visible. Elle s'étend presque de l'extrémité postérieure à l'extrémité antérieure de l'embryon et est située entre la

A, blastoderme avant la formation de la plaque médullaire. — *sc*, cavité de segmentation. — *es*, renflement embryonnaire.

B, blastoderme un peu plus âgé après la formation du sillon médullaire *mg*.

C, embryon vu par réflexion par la face dorsale après que la gouttière médullaire s'est transformée en arrière en un tube. — *mg*, sillon médullaire : la ligne ponctuée se termine très près de la limite entre le sillon encore ouvert et le tube médullaire, — *h*, plaque céphalique. — *ts*, protubérance caudale.

D, vue de profil d'un embryon un peu plus âgé observé par transparence. — *ch*, notochorde. — *op*, vésicule optique. — *l.v.c*, première fente viscérale. — *al*, cavité digestive. — *so.s*, pédoncule rattachant le sac vitellin à l'embryon.

E, Vue de profil d'un embryon plus âgé observé par transparence. — *mp*, plaque musculaire. — *au.v*, vésicule auditive. — *vc*, fente viscérale. — *ht*, cœur. — *m*, invagination buccale. — *an*, diverticule anal. — *al.v*, vésicule postérieure de l'intestin post-anal.

F, G, H, embryons plus âgés vus par réflexion.

paroi ventrale du canal médullaire et la paroi dorsale de l'intestin. Autour de son extrémité postérieure, les canaux neural et digestif sont en continuité. En avant, le mode de terminaison de la notochorde n'est pas visible; on peut seulement la suivre jusqu'à une masse de cellules mésoblastiques qui, à la base du cerveau, séparent l'épiblaste de l'hypoblaste. Le tube digestif (*al*) est complètement fermé en avant et en arrière, quoique encore en large communication avec le sac vitellin dans sa portion moyenne. Dans la région céphalique, il présente de chaque côté une légère dilatation latérale, rudiment de la première fente viscérale représentée dans la figure par deux lignes (I. *vc*).

L'embryon représenté dans la figure 34 E est beaucoup plus grand que celui qui vient d'être décrit, mais cette augmentation de dimension n'a pu être représentée dans la figure. Avec cette augmentation de dimension, la séparation de l'embryon du vitellus a fait des progrès considérables, et le pédoncule vitellin est proportionnellement plus grêle et plus long qu'auparavant.

L'encéphale est maintenant très distinctement divisé en les trois lobes dont les rudiments sont apparus au dernier stade. Les vésicules optiques se présentent maintenant comme des diverticules latéraux bien marqués du premier, vers lesquels se dirige une involution du tégument externe (*op*) destinée à former le cristallin.

Un nouvel organe sensoriel, le sac auditif, se montre pour la première fois comme une fossette peu profonde du tégument externe de chaque côté du cerveau postérieur (*au. v.*). L'épiblaste qui s'invagine pour former cette fossette, s'épaissit beaucoup et détermine par là l'opacité indiquée dans la figure.

Le nombre des somites mésoblastiques a notablement augmenté par la formation de nouveaux somites dans la queue. Il y en avait trente-huit dans l'embryon figuré. Le mésoblaste est plus abondant à la base du cerveau, et il existe encore une masse de mésoblaste non différencié qui forme les protubérances caudales. Le premier rudiment du cœur (*ht*) apparaît à ce stade comme une cavité entre le mésoblaste de la splanchnopleure et l'hypoblaste.

L'intestin antérieur et l'intestin postérieur sont plus allongés qu'aux stades précédents. Une invagination destinée à former la bouche a fait son apparition sur le côté ventral de la tête (*m*), près de la base du thalamencéphale. L'extrémité supérieure de celle-ci se détache pour former le corps pituitaire (hypophyse) et la future position de l'anus est indiquée par un diverticule de l'intestin postérieur dirigé vers l'extérieur à quelque distance de l'extrémité postérieure de l'embryon (*an*). La portion du tube digestif située en arrière de ce point quoique large à ce stade et même dilatée en une vésicule à son extrémité postérieure (*al. v.*) finit par s'atrophier complètement.

Elle reçoit le nom d'*intestin post-anal*. Dans la région de la gorge, le rudiment d'une seconde fente viscérale a fait son apparition en arrière de la première ; ni l'une ni l'autre n'est encore ouverte à l'extérieur.

Dans un embryon un peu plus avancé les premiers mouvements spontanés commencent et consistent dans de rapides déplacements latéraux de l'embryon déterminés par un mouvement serpentiforme du corps.

La flexion ventrale de la portion préorale de la tête, ou flexion crânienne qui a commencé dans les stades antérieurs (fig. 34 D et E) est maintenant devenue très nette, et le cerveau moyen (1) commence à saillir de la même manière que dans un embryon de Poulet du troisième jour et formera bientôt la terminaison antérieure du grand axe de l'embryon. Le cerveau antérieur a augmenté de dimension et de netteté et sa partie antérieure peut maintenant être regardée comme le rudiment impair des hémisphères cérébraux.

De nouveaux changements ont lieu dans les organes des sens, particulièrement dans l'œil où l'invagination cristallinienne a fait des progrès considérables. Le nombre des plaques musculaires s'est aussi accru, mais il reste encore dans la queue une région de mésoblaste non segmenté. Les portions épaissies du mésoblaste qui ont formé les protubérances caudales sont encore visibles et sembleraient jouer le rôle d'une réserve destinée à fournir des matériaux au rapide accroissement de la queue qui va bientôt se produire. La masse du mésoblaste à la base du cerveau a encore augmenté. La notochorde ne présente aucun trait nouveau digne d'intérêt. Le cœur est beaucoup plus visible qu'auparavant, et le commencement de sa flexion est très apparent ; il bat maintenant avec une grande activité. L'intestin post-anal est beaucoup plus long qu'au dernier stade et le point où l'anus apparaîtra est très facilement reconnaissable au prolongement qu'envoie l'intestin vers le tégument. La vésicule intestinale à l'extrémité de l'intestin post-anal observable pour la première fois au dernier stade est maintenant un organe plus visible. Il y a trois fentes viscérales dont aucune n'est encore ouverte à l'extérieur.

La figure 34 F représente un embryon beaucoup plus âgé vu par réflexion ; la tête du même embryon est vue par transparence dans la figure 36 A. Le pédoncule qui le rattache au sac vitellin est maintenant comparativement très grêle et est assez long pour permettre à l'embryon d'exécuter des mouvements d'une étendue considérable.

La queue s'est considérablement allongée, mais est encore dilatée

(1) La partie de l'encéphale que j'appelle ici cerveau moyen et qui correspond incontestablement à la partie appelée de ce nom dans les embryons des Vertébrés supérieurs devient chez l'adulte ce que Miklucho-Maclay et Gegenbaur appellent vésicule du troisième ventricule ou thalamencéphale.

à son extrémité. La dilatation terminale est surtout due à la vésicule intestinale (fig. 35, *alv*), mais la portion post-anale de la cavité digestive située en avant de cette vésicule est maintenant à l'état de cordon cellulaire plein. La vésicule intestinale et ce cordon disparaissent bientôt. Leurs relations sont représentées en coupe dans la figure 35.

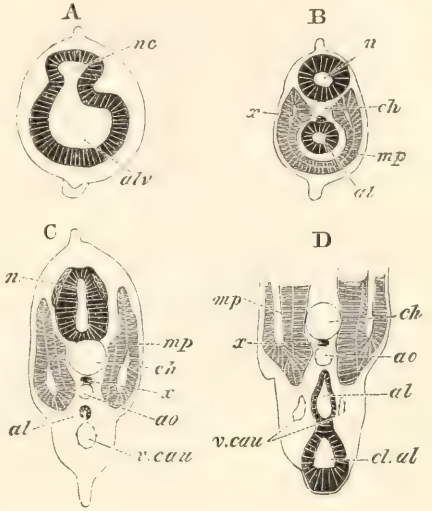


Fig. 35. — Quatre coupes de la portion post-anale de la queue d'un embryon du même âge que celui représenté dans la figure 34 E. — A est la coupe postérieure (*).

Les deux paires de membres sont apparues comme des différenciations d'un épaississement de l'épiblaste continu, mais peu apparent, qui est probablement le rudiment d'une nageoire latérale. La paire antérieure est située exactement à l'extrémité antérieure du pédoncule ombilical; et la paire postérieure qui se développe la dernière et qui est la moins apparente est située à quelque distance en arrière de ce pédoncule.

La flexion crânienne a beaucoup augmenté, et l'angle formé par le grand axe de la partie antérieure de la tête, et l'axe du corps est inférieur à un angle droit. Le cerveau moyen très apparent (fig. 36 A, *mb.*) forme la terminaison antérieure du grand axe du corps. En arrière du cerveau moyen, on peut remarquer sur la figure le mince toit du quatrième ventricule (*hb.*). Le sac auditif (*au. V.*) est presque fermé, et son orifice n'est pas indiqué dans la figure. Dans l'œil (*op.*), le cristallin est complètement constitué. La fossette olfactive (*ol.*) se montre un peu en avant de l'œil.

A cause de l'opacité de l'embryon, les plaques musculaires ne sont indiquées que vaguement dans la figure 34 F, et aucun autre caractère du mésoblaste n'est visible.

La bouche est maintenant une fossette profonde dont les bords postérieurs sont presque complètement formés par un épaississement antérieur à la première fente branchiale ou viscérale qui peut être appelé le premier arc branchial ou arc mandibulaire.

Quatre fentes branchiales sont maintenant visibles, toutes ouvertes

(*) *nc*, canal neural. — *al*, intestin postanal. — *alv*, vésicule caudale de l'intestin post-anal. — *x*, tige subnotochordale. — *mp*, plaque musculaire. — *ch*, notochorde. — *cl.al*, cloaque. — *ao*, aorte. — *v.cau*, veine caudale.

à l'extérieur; mais dans l'embryon vu par transparence, on en voit deux autres situées plus en arrière et non encore ouvertes.

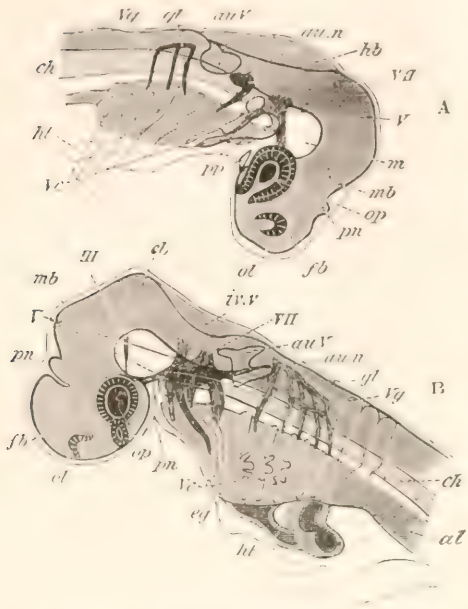


Fig. 36. — Têtes d'embryons d'Élasmobranches à deux stades vus par transparence (*).

Dans chaque espace intermédiaire à ces fentes et en arrière de la dernière est un épaississement du mésoblaste qui donne naissance à un arc branchial. L'arc situé entre la première et la seconde fentes est appelé l'arc hyoïdien.

La figure 36 B représente la tête d'un embryon un peu plus âgé dans lequel on peut voir des papilles sur la paroi antérieure de la seconde, de la troisième et de la quatrième fentes branchiales, ces papilles sont les commencements des prolongements filiformes qui naissent des fentes branchiales et forment des branchies externes. L'inflexion ventrale particulière de l'extrémité antérieure de la notochorde (*ch.*), tant dans cette figure que dans la précédente, mérite d'être notée.

Un caractère anatomique particulier fait son apparition à cette période, le remplacement de l'œsophage originellement creux par un cordon cellulaire solide (fig. 28 A, *œs*) dans lequel il ne réapparaît une lumière que beaucoup plus tard. J'ai trouvé que chez quelques Téléostéens (Saumon) longtemps après l'éclosion l'œsophage est également solide. Il ne paraît pas impossible que ce caractère de l'œsophage tienne à ce que chez les ancêtres des types actuels, l'œsophage ait été perforé par des fentes branchiales et que dans le processus de l'abréviation du développement le stade à œsophage perforé ait été remplacé par un stade avec cordon de cellules indifférentes (l'œsophage de l'embryon étant dépourvu de fonction) d'où s'est directement formé l'œsophage

(*) A, embryon de *Pristiurus* au même stade que celui de la figure 31 F. — B, embryon de *Scyllium* un peu plus avancé.

III, *V*, *VII*, nerfs de la troisième, de la cinquième et de la septième paires. — *au.n*, nerf acoustique. — *gl*, nerf glosso-pharyngien. — *Vg*, nerf vague. — *fb*, cerveau antérieur. — *pn*, glande pinéale. — *mb*, cerveau moyen. — *hb*, cerveau postérieur. — IV.*v*, quatrième ventricule. — *cb*, cervelet. — *al*, fossette olfactive. — *op*, œil. — *au.V*, vésicule auditive. — *m*, mésoblaste de la base du cerveau. — *ch*, notochorde. — *ht*, cœur. — *Vc*, fentes viscérales. — *eg*, branches externes. — *pp*, cavités céphaliques.

non perforé. Dans les types plus élevés le processus du développement peut être devenu tout à fait direct.

A ce stade, toutes les parties de l'embryon sont établies, et dans les stades suivants, les traits caractéristiques du genre et de l'espèce sont graduellement acquis.

Deux embryons de *Scyllium* sont représentés dans les figures 31 G et H, la tête et la portion antérieure du tronc étant représentées dans la figure G, et l'embryon entier à un stade beaucoup plus avancé dans la figure H.

Dans tous les deux et particulièrement dans le second, la flexion crânienne a diminué d'une manière très apparente. Cette diminution est due à l'augmentation de dimension des hémisphères cérébraux qui s'étendent en haut et en avant, et compriment le cerveau antérieur originel contre le cerveau moyen en arrière.

Dans la figure G, on voit nettement les rudiments des sacs nasaux comme de petites fossettes ouvertes.

La première fente n'est plus semblable aux autres, mais par l'occlusion de sa partie inférieure a commencé à se métamorphoser en l'*évent*.

Simultanément avec le changement de position de la première fente, l'arc mandibulaire a commencé à se recourber de façon à entourer la partie antérieure aussi bien que les côtés de la bouche. Par ce changement de l'arc mandibulaire, la bouche se rétrécit dans le sens antéro-postérieur.

La figure H montre les longues branchies externes filiformes qui sortent maintenant de toutes les fentes viscérales y compris l'évent. Elles sont attachées à la paroi antérieure de l'évent, aux deux parois des quatre fentes suivantes et à la paroi antérieure de la dernière fente. Il est très possible qu'elles se soient développées spécialement pour faciliter la respiration dans l'intérieur de l'œuf, et elles disparaissent avant la fin de la vie larvaire.

Lorsque les jeunes du *Scyllium* et des autres Requins éclosent, ils ont tous les caractères extérieurs de l'adulte. Chez la Raie et la Torpille, les premiers stades, jusqu'au revêtement d'une forme de Requin sont semblables à ceux des Sélachoïdiens, mais dans les stades embryonnaires suivants, le corps s'aplatit graduellement et prend la forme de l'adulte, ce qui prouve que cette forme a été acquise secondairement.

Dans l'embryon de la *Raja batis* on trouve une fente branchiale embryonnaire en arrière de la dernière fente de l'adulte (Wyman, n° 54).

Les nageoires impaires se développent chez les Élasmobranches comme un repli de la peau du côté dorsal qui se continue autour de

l'extrémité de la queue sur le côté ventral jusqu'à l'anus. Ce repli se développe sur des points localisés pour former les nageoires dorsale et anale. La nageoire caudale est d'abord symétrique, mais il se développe plus tard un lobe inférieur spécial qui lui donne son caractère hétérocerque.

Extension du blastoderme autour du sac vitellin et ses rapports avec l'embryon.

Le blastoderme aux stades représentés dans la figure 34, A et B forme à la surface du vitellus une plaque peu étendue et presque circulaire constituée par l'épiblaste et les cellules du feuillet profond. Pendant que le corps de l'embryon prend peu à peu sa forme, cette plaque s'étend jusqu'à envelopper complètement le vitellus; l'accroissement n'est pas uniforme, mais est moins rapide dans le voisinage immédiat de la portion embryonnaire du blastoderme qu'ailleurs. Par conséquent, la partie du bord du blastoderme à laquelle est fixé l'embryon forme une échancrure dans le contour régulier partout ailleurs du blastoderme; cette échancrure est très apparente au moment où les deux tiers du vitellus à peu près sont entourés par le blastoderme. On la voit dans la figure 37 où *bl* indique le blastoderme, et *yk* la partie du vitellus non encore recouverte par lui. L'embryon à cette période n'est plus rattaché au sac vitellin que par un étroit cordon ombilical, mais, comme le montre la figure, touche encore le bord du blastoderme.

Peu après ce stade, l'échancrure du blastoderme au sommet de laquelle est fixé l'embryon, se ferme par le rapprochement et la coalescence de ses bords. L'embryon cesse alors d'occuper le bord du blastoderme, mais il persiste une bande linéaire formée par les bords soudés de l'échancrure blastodermique qui l'y rattache. Cette bande est probablement analogue à la ligne primitive des Amniotes (quoique ne présentant pas les mêmes rapports génétiques).

Ce stade est représenté dans la figure 37 B. Dans cette figure, une petite étendue de la surface vitelline située à quelque distance en arrière de l'embryon seulement n'est pas recouverte par le blastoderme. Pendant toute cette période, le bord du blastoderme est resté épaissi, caractère qui persiste jusqu'à l'enveloppement complet du vitellus qui a lieu peu après le dernier stade décrit. Dans ce bord épaissi se constitue une veine circulaire qui rapporte le sang du sac vitellin à l'embryon. L'orifice du blastoderme occupé par la portion du vitellus non encore recouverte peut être appelé le blastopore vitellin. Il est intéressant de remarquer que, à cause de la grande dimension du vitellus chez les Élasmobranches, la partie postérieure du blastopore primitif est embrassée par les replis médullaires et les

protubérances caudales et est ainsi fermée longtemps avant la portion antérieure et plus ventrale qui est représentée par la portion non recouverte du vitellus. Il est aussi à remarquer que l'embryon se trouvant éloigné du bord du blastoderme, le point où le blastopore vitellin finit par se fermer est situé *à quelque distance de l'embryon.*

Le blastoderme entourant le vitellus est formé d'une couche externe d'épiblaste, d'une couche de mésoblaste dans laquelle se développent des vaisseaux sanguins, et en dedans d'une couche hypoblastique particulièrement nette et ciliée dans le pédoncule ombilical où elle tapisse le canal qui fait communiquer le sac vitellin avec l'intestin. Dans la région du sac vitellin proprement dit, le blastoderme est si mince qu'il n'est pas aisé de constater l'existence d'une couche hypoblastique dans toute son étendue. L'hypoblaste et le mésoblaste du sac vitellin sont l'un et l'autre formés par une différenciation des cellules du feuillet profond primitives.

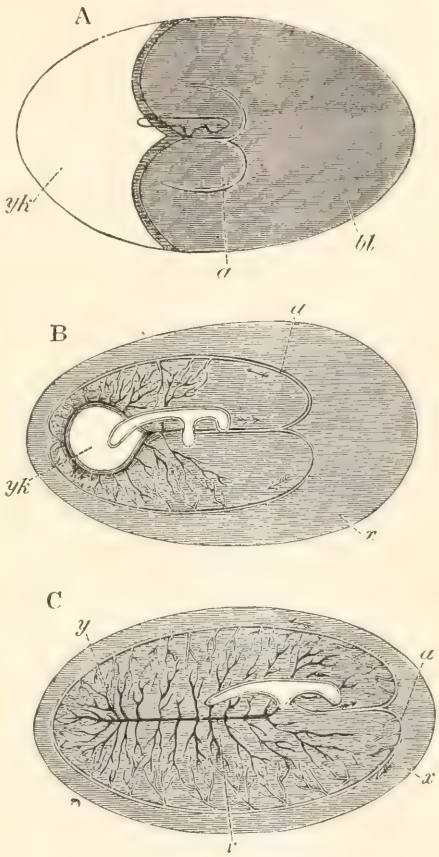


Fig. 37. — Trois vues du vitellus d'un Élasmobranche, montrant l'embryon, le blastoderme et les vaisseaux du sac vitellin (*).

Les éléments nutritifs du sac vitellin sont portés à l'embryon en partie par le canal ombilical, et pénètrent par conséquent dans l'intestin, en partie par les vaisseaux sanguins du mésoblaste du sac. Les vaisseaux sanguins apparaissent avant que le blastoderme n'ait complètement entouré le vitellus.

(*) La partie ombrée est le blastoderme ; la partie blanche, le vitellus encore à découvert.
A, jeune stade où l'embryon est encore attaché au bord du blastoderme.
B, stade plus avancé ; le vitellus n'est pas encore complètement enveloppé par le blastoderme.
C, stade après que le vitellus est complètement enfermé dans le blastoderme. — *yk*, vitellus. — *bl*, blastoderme. — *v*, troncs veineux du sac vitellin. — *a*, troncs artériels du sac vitellin. — *y*, point de fermeture du blastopore vitellin. — *x*, portion du blastoderme extérieure au sinus terminal artériel.

La figure 37 A représente le premier stade de la circulation vitelline. A ce stade, on voit partir de l'embryon un tronc artériel unique qui se dirige en avant et se divise en deux branches. Le microscope ne m'a permis de reconnaître aucun tronc veineux, mais il est probable que des canaux veineux sont creusés dans le bord épaissi du blastoderme.

Dans la figure 37 B, la constitution de l'appareil circulatoire a fait des progrès importants. Le blastoderme a maintenant presque complètement enveloppé le vitellus, et il ne reste plus qu'un petit espace circulaire (*yk*) à découvert. Le tronc artériel existe comme auparavant et se divise en avant de l'embryon en deux branches qui se recourbent en arrière et forment autour de l'embryon un cercle presque complet. Dans son apparence générale, ce cercle ressemble au sinus terminal de l'aire vasculaire de l'Oiseau, mais en réalité, a un rôle tout à fait différent dans la circulation. Il donne des branches seulement du côté interne.

Le sang revient maintenant à l'embryon par un système veineux complètement développé, et ses relations sont très remarquables. Il y a dans le bord épaissi du blastoderme un cercle veineux principal qui est rattaché à l'embryon par un seul tronc qui suit la ligne de coalescence des bords du blastoderme. Comme les troncs veineux se développent en arrière de l'embryon, c'est seulement la partie postérieure du cercle artériel qui émet des branches.

Le stade suivant (fig. 37 C) est aussi d'un grand intérêt. Le cercle artériel s'est considérablement étendu et embrasse maintenant presque la moitié du vitellus, il émet sur son côté interne des troncs dans toute sa circonférence. Le système veineux présente des changements plus importants. Le blastoderme a maintenant complètement entouré le vitellus, et le cercle veineux est par conséquent réduit à un point. Les petites veines qui en partaient primitivement, se montrent divergeant comme un pinceau de l'extrémité du tronc impair qui, originellement reliait le cercle veineux au cœur.

A un stade plus avancé encore, le cercle artériel embrasse le vitellus tout entier, et par conséquent disparaît à son tour comme le fait auparavant le cercle veineux. Il existe alors un seul tronc veineux et un seul tronc artériel. Le tronc artériel est une branche de l'aorte dorsale, et le tronc veineux débouche originellement dans le cœur avec la veine sous-intestinale ou splanchnique. Après la formation du foie, l'extrémité proximale de la veine sous-intestinale devient la veine porte et elle reçoit le tronc veineux du vitellus au point où elle pénètre dans le foie. Le tronc veineux sort du corps sur le côté droit, et le tronc artériel sur le côté gauche.

Le sac vitellin persiste pendant toute la vie embryonnaire, et dans la majorité des embryons d'Élasmobranches il se développe dans

l'intérieur des parois du corps un diverticule du canal ombilical dans lequel pénètre une grande partie du vitellus. Ce diverticule forme un sac vitellin interne. Chez le *Mustelus vulgaris*, le sac vitellin interne est très petit, et chez le *Mustelus lævis* il est absent. La dernière espèce qui est l'une de celles chez lesquelles le développement s'effectue dans l'intérieur de l'utérus présente une particularité remarquable en ce que la surface vasculaire du sac vitellin se soulève en une série de replis qui s'enfoncent dans des dépressions correspondantes des parois vasculaires de l'utérus. Le sac vitellin s'attache ainsi solidement aux parois de l'utérus et les deux réunis constituent une sorte de placenta. Un placenta semblable se trouve chez le *Carcharias*.

Après l'éclosion ou la naissance de l'embryon, selon le cas, le sac vitellin est rapidement résorbé.

(40) F. M. Balfour. A preliminary account of the development of the Elasmobranch Fishes (*Quart. J. of Micr. Science*, XIV. 1876).

(41) F. M. Balfour. A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London, 1878. (Réimprimé in *Journal of Anat. and Physiol.* 1876, 1877 et 1878).

(42) Z Gerbe. *Recherches sur la segmentation de la cicatrule et la formation des produits adventifs de l'œuf des Plagiostomes et particulièrement des Raies.* Voy. aussi *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie.* 1872.

(43) W. His. Ueb. d. Bildung v. Haifischenembryonen (*Zeit. für Anat. u. Entwick.*, II. 1877).

(44) A. Kowalevsky. Développement de l'*Acanthias vulgaris* et du *Mustelus lævis* (en russe). *Transactions de la Société des naturalistes de Kiew*, I. 1870).

(45) R. Leuckart. Ueber die allmählige Bildung d. Körpergestalt bei d. Rochen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, II, p. 258).

(46) Fr. Leydig. *Rochen u. Haie.* Leipzig, 1852.

(47) A. W. Malm. Bidrag till kännedom om utvecklingen af Rajæ (*Kongl. vetenskaps akademiens förhandlingar.* Stockholm, 1876).

(48) Joh. Müller. *Glatter Haie des Aristoteles und über die Verschiedenheiten unter den Haifischen und Rochen in der Entwicklung des Eies.* Berlin, 1840.

(49) S. L. Schenk. Die Eier von *Raja quadrimaculata* innerhalb der Eileiter (*Sitz der k. Akad. Wien*, LXXIII. 1873).

(50) A. Schultz. Zur Entwicklungsgeschichte des Selachiereis (*Archiv für mickr. Anat.*, XI. 1875).

(51) Alex. Schultz. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte d. Knorpelfische (*Archiv. für. mikr Anat.*, XIII. 1877).

(52) C. Semper. Die Stammesverwandschaft d. Wirbelthiere u. Wirbellosen (*Arbeit. a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, II. 1875).

(53) C. Semper. Das Urogenitalsystem d. Plagiostomen, etc. (*Arbeit. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, II. 1875).

(54) Wyman. Observations on the Development of *Raja batis* (*Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences*, IX. 1864).

CHAPITRE IV

TÉLÉOSTÉENS

Les œufs de la plupart des Téléostéens sont pondus avant la fécondation, mais quelques formes sont vivipares, comme le *Blennius viviparus* par exemple. Il n'est pas rare que ces Poissons portent leurs œufs avec eux, mais cette opération est, à quelques exceptions près, effectuée par le mâle. Chez le *Syngnathus*, les œufs sont logés dans une poche incubatrice du mâle située en arrière de l'anus. Parmi les Siluroïdes, le mâle porte quelquefois les œufs dans la gorge au-dessus des fentes branchiales ; l'*Ostegeniosus militaris*, l'*Arius falcarius* et l'*Arius fissus* présentent cette singulière particularité.

L'œuf lorsqu'il est pondu est d'ordinaire entouré d'une zona radiata seulement, bien qu'il existe quelquefois en outre une membrane vitelline comme chez le Hareng. Il est, dans la plupart des cas, formé d'une masse vitelline centrale qui peut être composée d'une seule grosse sphère vitelline ou de sphérules distinctes; la masse vitelline est d'ordinaire enveloppée d'une couche protoplasmique granuleuse qui est particulièrement épaissie à l'un des pôles pour former le disque germinatif.

Dans l'œuf du Hareng, le disque germinatif se constitue, comme chez beaucoup de Crustacés, à la fécondation, le protoplasma qui était auparavant répandu dans toute la masse de l'œuf se rassemblant au pôle germinatif et à la périphérie.

La fécondation est externe, et elle est accompagnée d'une contraction du vitellus de sorte qu'il se forme entre le vitellus et la zone radiata un vide qui se remplit de liquide.

Les particularités du développement de l'œuf des Téléostéens se comprendront aisément en le regardant comme un œuf d'Élasmobranche de dimensions très réduites. Il semble d'ailleurs très probable que les Téléostéens soient en réalité dérivés d'un type de Poissons à œuf beaucoup plus gros. L'occurrence d'une segmentation mésoblastique quoique les œufs soient d'ordinaire plus petits que ceux des Amphibiens, de l'Esturgeon, etc., où la segmentation est totale aussi bien que l'état solide à l'origine d'un grand nombre d'organes, reçoit son explication la plus plausible dans cette hypothèse.

La proportion du disque germinatif à l'œuf entier varie considéra-

blement. Dans les œufs très petits tels que celui du Hareng, le disque peut constituer jusqu'au cinquième du volume total.

La segmentation qui est précédée par des mouvements actifs du disque germinatif est mésoblastique. Il n'y a rien de bien particulier à noter dans ses traits généraux, mais, tandis que dans les gros œufs, comme ceux du Saumon, les premiers sillons pénètrent seulement jusqu'à une certaine profondeur dans le disque germinatif, dans les petits œufs, comme ceux du Hareng, ils s'étendent dans toute l'épaisseur du disque. Pendant la segmentation, la dimension du blastoderme augmente considérablement.

Dans les spécimens durcis, une petite cavité peut exister entre les sphères de segmentation à tout stade précoce, mais c'est probablement une production artificielle, et en tout cas elle n'a rien à faire avec la véritable cavité de segmentation qui n'apparaît que quand la segmentation est presque achevée. La couche périphérique de matière granuleuse en continuité avec le disque germinatif ne subit pas la division, mais elle s'épaissit d'une manière particulière pendant la segmentation puis pénètre sous le bord du blastoderme, et tout en restant plus épaisse dans cette région, s'étend peu à peu en dedans de façon à former une couche sous-blastodermique continue. Dans cette couche, il apparaît des noyaux qui sont équivalents à ceux de l'œuf des Elamosbranches. Un grand nombre de ces noyaux se montrent souvent simultanément (Van Beneden, n° 60), et on les considère d'ordinaire comme formés spontanément, quoique ce fait soit encore douteux (1). Des portions du protoplasma s'isolent autour de ces noyaux, et il se forme ainsi des cellules qui pénètrent dans le blastoderme et ont à peu près le même rôle que les cellules homologues de l'œuf des Élasmobranches.

Pendant les stades plus avancés de la segmentation, une extrémité du blastoderme s'épaissit et forme le renflement embryonnaire, et il apparaît entre le blastoderme et le vitellus une cavité située excentriquement près de la portion non embryonnaire du blastoderme. Cette cavité est la véritable cavité de segmentation. La cavité et le renflement embryonnaire sont l'un et l'autre représentés en coupe dans les figures 38, A et B.

Chez le *Leuciscus rutilus*, Bambeke décrit une cavité comme apparaissant au milieu du blastoderme pendant les stades avancés de la segmentation. D'après ses figures, on pourrait supposer que cette cavité est équivalente à la cavité de segmentation des Élasmobranches à sa première condition, mais Bambeke dit qu'elle disparaît et qu'elle n'a pas de rapports avec la véritable cavité de segmentation. Bambeke et d'autres observateurs n'ont pu reconnaître les homologies de la cavité de segmentation des Téléostéens avec celle des Élasmobranches, des Amphibiens, etc.

(1) Voy. t. I, p. 97.

Après l'apparition de la cavité de segmentation, la portion du blastoderme qui en forme le toit s'amincit, de sorte que le blastoderme tout entier consiste en un bord épaissi particulièrement saillant en un point qui forme le renflement embryonnaire et une portion centrale plus mince. Les premiers changements qui suivent déterminent la différenciation des feuillets embryonnaires et l'extension rapide du blastoderme autour du vitellus, accompagnée par une diminution dans son épaisseur.

La première différenciation des feuillets consiste en ce qu'une seule

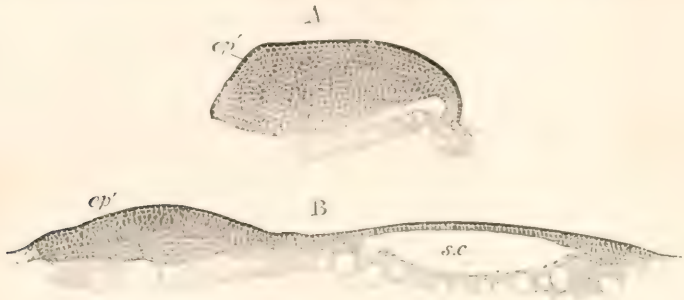


Fig. 38. — Coupes longitudinales du blastoderme de la Truite à des stades peu avancés du développement (*).

rangée de cellules à la surface du blastoderme se sépare nettement en une couche spéciale (fig. 38, A, *ep*) qui ne constitue cependant pas l'épiblaste tout entier mais seulement une faible partie de ce feuillet qui sera appelée la *lame épidermique* (lame cornée des auteurs). L'épiblaste achève de se différencier par la division des cellules du bord épaissi du blastoderme en deux couches (fig. 38, B). La couche supérieure constitue l'épiblaste divisé lui-même en deux lames, la lame épidermique externe déjà mentionnée et une lame interne appelée *lame nerveuse* formée de plusieurs rangées de cellules disposées verticalement. D'après le témoignage unanime des observateurs, le toit de la cavité de segmentation est formé de cellules épiblastiques seulement. La couche inférieure du bord épaissi du blastoderme est épaisse de plusieurs rangées de cellules et correspond aux cellules du feuillet profond ou hypoblaste primitif des Élasmobranches. Elle est en continuité au bord du blastoderme avec la lame nerveuse de l'épiblaste.

Dans les plus petits œufs des Téléostéens, il se forme avant la différenciation du blastoderme en épiblaste et cellules du feuillet profond une couche complète de cellules autour des noyaux de la couche granuleuse sous-jacente au blastoderme. Cette couche est l'hypoblaste et dans ces formes les cellules du feuillet profond du blastoderme sont

(*) A, à la fin de la segmentation. — B, après la différenciation des feuillets germinatifs. — *ep'*, couche épidermique de l'épiblaste. — *s.c.*, cavité de segmentation.

décrites comme formant le mésoblaste seulement. Dans les gros œufs des Téléostéens, tels que ceux des Salmonides, l'hypoblaste, comme chez les Élasmobranches, paraît n'être que partiellement formé par les noyaux de la couche granuleuse. Dans ces formes cependant comme dans les petits œufs de Téléostéens et chez les Élasmobranches, les cellules dérivées de la couche granuleuse forment à la cavité de segmentation un plancher cellulaire plus ou moins complet. La cavité de segmentation vient ainsi à être comprise entre un plancher hypoblastique et un toit épiblastique épais de plusieurs couches de cellules. Elle s'oblitère peu après l'apparition de la plaque médullaire.

Vers la période où les trois feuillets sont constitués, le renflement embryonnaire prend une forme de bouclier (fig. 40, A). En arrière il se termine en une protubérance caudale (*ts*) homologue à la paire de protubérances caudales des Élasmobranches. L'homologue du sillon médullaire apparaît bientôt comme un sillon peu profond sur la ligne axiale du bouclier. Après ces changements il s'effectue dans les feuillets embryonnaires une série de différenciations successives qui conduisent à l'établissement des organes définis. Ces changements sont beaucoup plus difficiles à suivre chez les Téléostéens que chez les Élasmobranches, en partie à cause de la similitude des cellules des différents feuillets, et en partie à cause de la solidité primitive de tous les organes.

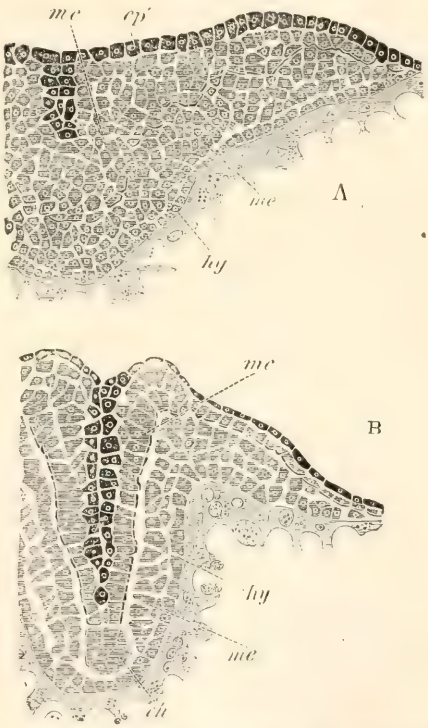


Fig. 39. — Deux coupes transversales de l'embryon de *Syngnathus* (d'après Calberla) (*).

Les premiers changements dont l'épiblaste est le siège donnent naissance au système nerveux central. L'épiblaste, consistant en lames nerveuse et épidermique indiquées plus haut, s'épaissit le

(*) A, stade plus jeune avant l'établissement définitif de la notochorde. — B, stade plus avancé. La couche épidermique de l'épiblaste est figurée en noir.

ep, couche épidermique de l'épiblaste. — *mc*, cordon neural. — *hy*, hypoblaste. — *me*, mésoblaste. — *ch*, notochorde.

long de l'axe de l'embryon et forme une carène saillante inférieurement dans le vitellus : le développement de cette carène dans la partie antérieure de l'embryon est si grand qu'il influe sur la forme du corps tout entier et fait que le contour de la surface adjacente au vitellus forme un bourrelet moulé sur la carène épiblastique (fig. 39, A et B). Le sillon médullaire peu accusé suit la ligne dorsale de la carène épiblastique, et d'après Calberla (n° 61) la carène est formée par le plissement des deux côtés de la couche épiblastique primitivement uniforme. La carène s'isole peu à peu de l'épiblaste superficiel et forme au-dessous de lui un *cordon solide*. Plus tard, il apparaît dans ce cordon un canal médian en forme de fente qui constitue le canal central de l'axe cérébro-spinal. Le trait particulier qui caractérise la formation du système nerveux central chez les Téléostéens consiste en ce qu'il n'est pas formé par la soudure de replis limitant le sillon médullaire en un canal, mais par la séparation au-dessous du sillon médullaire d'un cordon épiblastique solide dans lequel se forme plus tard le canal central. Différentes explications ont été proposées à cette différence si frappante entre les Téléostéens auxquels il faut joindre le Lépidostée et la Lamproie, et les autres Vertébrés. La vérité à ce sujet me paraît se trouver entre les explications de Götte et de Calberla. Le sillon superficiel représente en partie le sillon médullaire, mais la fermeture du sillon est représentée par le plissement des parties latérales de la plaque épiblastique pour former la carène médullaire.

Telle est l'explication entière d'après Götte, mais selon Calberla, chez le Syngnathe et le Saumon la lame épidermique de l'épiblaste s'enfonce dans la carène en une double couche exactement comme s'il y avait eu un plissement réel. Cette disposition de la lame épidermique est représentée dans la figure 39, A, où elle commence à pénétrer dans la carène et à un stade plus avancé dans la figure 39, B, où la carène a atteint sa plus grande profondeur.

Götte soutient que les descriptions de Calberla ne sont pas dignes de confiance, et je n'ai pu moi-même les confirmer, soit pour les Téléostéens, soit pour le Lépidostée ; mais si elles pouvaient être acceptées, la différence dans la formation du canal médullaire entre les Téléostéens et les autres Vertébrés deviendrait tout à fait sans importance et consisterait simplement en ce que la gouttière médullaire ouverte d'ordinaire, est oblitérée chez les Téléostéens dans sa partie interne par la réunion des deux parois. Les deux lames de l'épiblaste prendraient ainsi part à la formation du système nerveux central, la lame épidermique donnant naissance aux cellules épithéliales qui revêtent le canal central et la lame nerveuse au véritable tissu nerveux.

La séparation du système nerveux solide de l'épiblaste est relativement très tardive, et avant qu'elle ne soit achevée, les premières traces des fossettes auditives, des vésicules optiques et des fossettes olfactives sont visibles. La fossette auditive apparaît comme un épaississement solide de la lame nerveuse de l'épiblaste à son point d'union avec la

carène médullaire, et les vésicules optiques naissent comme des prolongements solides d'une partie de la carène elle-même. Les fossettes olfactives sont simplement indiquées par des épaississements de la lame nerveuse de l'épiblaste.

A ce stade précoce, tous les organes des sens spéciaux sont attachés à une couche en continuité avec le système nerveux central ou en faisant partie, ce qui a conduit Götte (n° 63) à parler d'une *plaque des sens spéciaux* appartenant au système nerveux central et non à la peau, d'où dériveraient tous les organes des sens spéciaux, et à conclure qu'une homologie sériale existe entre ces organes dans leur développement. La comparaison des Téléostéens et des autres formes ne permet pas de soutenir cette vue ; même chez les Téléostéens, les rudiments auditifs et olfactifs naissent plutôt de l'épiblaste sur les côtés du cerveau que du cerveau lui-même, tandis que les vésicules optiques dérivent dès d'abord directement de la carène médullaire et sont par conséquent en rapport avec le système nerveux central plutôt qu'avec l'épiblaste superficiel. A un stade un peu plus avancé les connexions différentes des deux groupes d'organes sensoriels sont montrées d'une manière concluante par le fait que, lorsque le système nerveux central se sépare de l'épiblaste, les vésicules optiques restent attachées au premier, tandis que les vésicules auditives et olfactives sont en continuité avec le dernier.

Après sa séparation du système nerveux central, le reste de l'épiblaste donne naissance à la peau, etc., et très probablement la lame épidermique se développe en la couche externe ou cornée de l'épiderme et la lame nerveuse en la couche muqueuse. Les parties des organes des sens spéciaux qui dérivent de l'épiblaste sont formées par la lame nerveuse. Dans la Truite (Œllacher, n° 72), les deux lames se continuent sur le sac vitellin, mais chez le *Clupeus* et le *Gasterosteus*, la lame épidermique a seule cette extension. D'après Götte, la distinction entre les deux lames disparaît dans les stades embryonnaires avancés.

Quoiqu'il soit parfaitement établi que le mésoblaste dérive de l'inférieure des deux couches du rebord terminal épaissi de l'embryon, il n'est cependant pas entièrement certain s'il forme une couche continue entre l'épiblaste et l'hypoblaste ou deux masses latérales comme chez les Élasmobranches. La plupart des observateurs soutiennent la première opinion tandis que Calberla est porté à adopter la seconde. Sur la ligne médiane de l'embryon, au-dessous du sillon médullaire, il y a incontestablement dès l'origine certaines cellules qui doivent donner naissance à la notochorde ; c'est la nature de ces cellules qui est douteuse. Elles sont certainement à l'origine très incomplètement séparées du mésoblaste des deux côtés, et Calberla trouve également qu'il n'y a pas de ligne de démarcation bien nette entre elles et l'hypoblaste secondaire (fig. 39, A). Quelle que puisse être l'origine de la notochorde,

le mésoblaste forme bientôt deux plaques latérales, une de chaque côté du corps, entre lesquelles est située la notochorde (fig. 39, B). La destinée générale des deux plaques mésoblastiques est la même que chez les Élasmobranches. Elles sont d'abord solides et ne montrent que relativement tard la division en lames somatique et splanchnique avec cavité générale interposée. La portion dorsale des plaques se divise en segments transversaux dans la région du tronc, et donne ainsi naissance aux somites mésoblastiques qui forment les plaques musculaires et les parties périchordales de la colonne vertébrale. La portion ventrale ou externe reste non segmentée. La cavité de la portion ventrale devient la cavité générale permanente. Elle se continue en avant dans la tête (Œllacher) et une portion s'en isole pour former la cavité péricardique.

L'hypoblaste forme une couche continue au-dessous du mésoblaste, et en harmonie avec le caractère resserré du développement des organes des Téléostéens; il n'y a entre lui et le vitellus aucun vide qui représente la cavité digestive primitive. Les détails de la formation du véritable tube digestif n'ont pas été suivis, il ne se forme cependant pas par un repoiement des portions latérales de l'hypoblaste, mais apparaît sur la ligne axiale comme un cordon solide ou presque solide, entre la notochorde et le vitellus; une lumière s'établit peu à peu dans son épaisseur.

Dans la larve récemment éclose d'un Poisson d'eau douce indéterminé à très petit sac vitellin, j'ai trouvé que le vitellus s'étendait sur le côte ventral de l'embryon presque de la bouche à l'extrémité de l'intestin. L'intestin avait, excepté dans sa partie postérieure, la forme d'un cordon solide reposant dans une concavité du vitellus. Dans sa partie postérieure, il présentait une lumière et au-dessous de cette partie le vitellus était peu abondant et les noyaux vitellins nombreux. Près de la limite de son extension postérieure, le vitellus se fragmentait en une masse de cellules et l'intestin se terminait en arrière en se perdant dans cette masse. Ces observations incomplètes paraissent montrer que l'intestin solide doit son origine en grande partie à des noyaux dérivés du vitellus.

Lorsque le vitellus est complètement enveloppé par le blastoderme, il se forme incontestablement une portion d'intestin post-anale; et, quoique à cause de l'état solide du système nerveux central, il ne puisse pas y avoir à l'origine de communication entre les canaux neural et digestif, cependant la vésicule terminale de l'intestin post-anal des Élasmobranches est représentée par une large vésicule, originellement découverte par Kupffer (n° 68), que l'on peut seulement voir dans les embryons de la plupart des Téléostéens, mais dont les relations n'ont pas été établies d'une manière satisfaisante (Voy. fig. 41, *hyv.*). Lorsque

l'extrémité de la queue de l'embryon se sépare du vitellus, la vésicule post-anale s'atrophie (1).

(1) La fécondation et les premiers phénomènes du développement de l'œuf de quelques Téléostéens marins; *Scorpæna*, *Julis*, *Crenilabrus*, *Heliassi*, *Fierasfer*, *Syngnathus*. *Clupea*, ont été étudiés récemment par C. K. Hoffmann (*).

Au moment de la maturité de l'œuf chez les *Scorpœna*, *Julis* et *Crenilabrus*, la vésicule germinative se rapproche de la périphérie, sa membrane s'amincit et disparaît. Les taches germinatives augmentent de nombre et se dissolvent dans le liquide de la vésicule. Celle-ci ne tarde pas à disparaître. A l'endroit de cette disparition on voit se former un corps fusiforme et un amphiaster, qui se divisent en deux. La moitié centrale devient un pronucléus femelle, la moitié périphérique donne naissance à un globule polaire unique qui est expulsé par le micropyle de l'œuf. L'expulsion du globule polaire n'a lieu qu'après la pénétration d'un spermatozoïde dans l'œuf; le globule polaire vient boucher l'orifice interne du micropyle et empêcher d'autres spermatozoïdes d'entrer.

Bientôt après l'entrée du spermatozoïde, on voit, au-dessous du micropyle, le pronucléus femelle et le pronucléus mâle, entourés chacun d'un aster, aller à la rencontre l'un de l'autre, se fusioner et former le premier noyau de segmentation. Celui-ci s'entoure d'un aster, devient fusiforme et se divise en deux nouveaux noyaux situés l'un au-dessous de l'autre dans l'axe de l'œuf. L'apparition de ces deux noyaux détermine la division du germe en deux parties : l'une supérieure, l'archiblaste, l'autre inférieure, renfermant la couche corticale et le vitellus, c'est le parablaste. L'archiblaste seul se segmente pour constituer le germe, le parablaste ne présente qu'une division de noyaux. Au début la segmentation des noyaux du parablaste marche parallèlement à celle des noyaux de l'archiblaste.

Le parablaste ne prend jamais part à la formation des feuillets embryonnaires. Il élabore les principes nutritifs du vitellus et les transforme en une substance assimilable pour les cellules de l'archiblaste; il joue le rôle de sang provisoire.

La seconde partie du travail d'Hoffmann relative à l'évolution des feuillets embryonnaires n'a pas encore paru; l'auteur annonce seulement que, d'après ses recherches, la corde dorsale chez les poissons osseux vient de l'hypoblaste.

Henneguy qui a récemment étudié le développement de la Truite, n'a jamais pu observer les phénomènes qui accompagnent la maturation et la fécondation de l'œuf chez ce Poisson. La vésicule germinative disparaît sans laisser de traces pendant le temps très court que l'œuf met à être expulsé de l'ovisac. La description donnée par Œllacher qui prétend avoir vu la vésicule germinative venir s'ouvrir et s'étaler à la surface du germe, sur des œufs pondus et même fécondés paraît être dénuée de fondement.

Les noyaux du parablaste n'apparaissent chez la Truite, que lorsque le germe est déjà segmenté en un assez grand nombre de sphères. Ces noyaux se multiplient par division en présentant des figures karyokinétiques. Autour d'un certain nombre de noyaux du parablaste s'organisent des cellules qui viennent s'ajouter aux cellules du germe; cette formation cellulaire cesse lorsque le germe commence à s'étaler à la surface du vitellus.

Les recherches d'Henneguy confirment en grande partie celles de Götte. Lorsqu'apparaît le premier rudiment embryonnaire, le germe est constitué par une couche formée d'une seule rangée de cellules, la lame cornée ou épidermique, et d'une couche pluricellulaire, l'ectoderme (lame nerveuse) formant le toit de la cavité germinative. L'ectoderme s'infléchit au pourtour du disque germinatif vers le vitellus et pénètre dans la cavité germinative pour former l'entoderme primaire. La lame cornée ne prend pas part à cette réflexion.

Le système nerveux apparaît comme un simple épaississement de l'ectoderme, au-dessous de la lame cornée qui ne présente aucune trace de l'invagination dont parle Calberla. La notochorde et le mésoblaste se différencient simultanément aux dépens de l'hypoblaste primaire d'arrière en avant; la partie non différenciée de ce dernier feuillet est l'hypoblaste secondaire. Dans le bourgeon caudal les trois feuillets sont con-

(*) C. K. Hoffmann, *Zur octogenie der Knochenfischen*. Amsterdam, 1881.

Développement général de l'embryon. — L'attention a déjà été appelée sur le fait que l'embryon apparaît d'abord comme un épaississement du bord du blastoderme qui prend bientôt une forme de bouclier (fig. 40, A). L'extrémité postérieure de l'embryon qui occupe le bord du blastoderme est un peu saillante et forme la protubérance caudale (*ts*). L'axe de l'embryon est marqué d'un sillon peu profond.

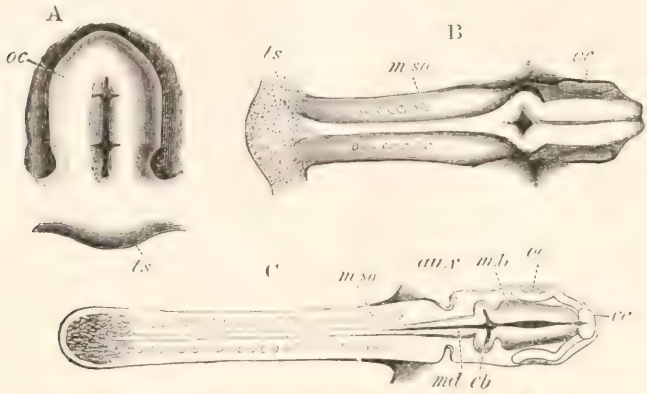


Fig. 40. — Trois stades du développement du Saumon (d'après His) (*).

Le corps s'allonge ensuite rapidement, et en même temps se rétrécit notablement pendant que le sillon axial s'atténue et disparaît. La portion antérieure proportionnellement très considérable d'abord se distingue bientôt comme la région céphalique (fig. 40, B.). Le cordon médullaire se divise de très bonne heure dans cette région en trois lobes mal séparés représentant le cerveau antérieur, le cerveau moyen et le cerveau postérieur; l'antérieur est le plus petit de ces lobes. C'est à lui que sont rattachées les vésicules optiques (*oc*), solides d'abord, qui sont repoussées en arrière dans la région du cerveau moyen.

Le tronc s'accroît de la manière ordinaire par l'addition en arrière de nouveaux somites.

Lorsque le vitellus est complètement enveloppé par le blastoderme, la queue s'en sépare par un repli ; il en est de même pour l'extrémité antérieure de l'embryon. L'extrémité libre de la queue de l'embryon continue à s'allonger, restant cependant intimement appliquée contre

fondus et ils commencent à se différencier au-dessus du point où apparaît une vésicule, qui est l'analogue de celle que Kupffer a découverte chez l'Épinoche (voy. p. 70).

Le canal médullaire se forme, comme l'ont vu Schapringer et Weil, par une séparation des cellules centrales de l'axe nerveux, et non par une liquéfaction de ces cellules, comme l'admet Œllacher (*Note communiquée par M. Henneguy*).

(*) *ts*, protubérance caudale. — *au.v*, vésicule auditive. — *oc*, vésicule optique. — *ce*, rudiment cérébral. — *mb*, cerveau moyen. — *cb*, cervelet. — *md*, moelle allongée. — *m.so*, somite mésoblastique.

le sac vitellin autour duquel elle s'enroule plus ou moins suivant l'espèce (fig. 41).

L'accroissement général de l'embryon pendant les stades ultérieurs présente quelques traits dignes d'intérêt. La tête est remarquable à cause du peu d'importance apparente de la flexion crânienne. Cela est probablement dû au développement tardif des hémisphères cérébraux. La flexion du plancher du cerveau est cependant aussi considérable chez les Téléostéens que dans les autres types. Les fentes branchiales se développent d'avant en arrière. La première est la fente hyo-mandibulaire en arrière de laquelle sont la fente hyo-branchiale et quatre fentes branchiales.

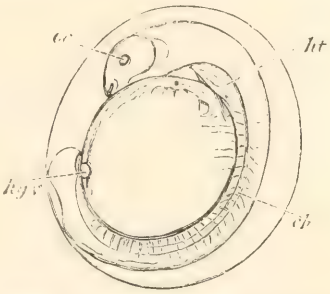


Fig. 41. — Vue d'un embryon avancé de Hareng dans l'œuf (d'après Kupffer) (*).

En même temps que les fentes, se développent les arcs branchiaux. Les arcs post-oraux formés sont les arcs mandibulaire et hyoïde et les cinq arcs branchiaux. Chez le Saumon, tous apparaissent avant l'éclosion.

La première fente se ferme de très bonne heure (vers le temps de l'éclosion chez le Saumon), et vers la même période il apparaît sur l'arc hyoïdien un repli membraneux qui peu à peu s'étend en arrière au-dessus des arcs suivants et donne naissance à l'opercule. Il apparaît chez le Saumon peu avant l'éclosion des doubles rangées de papilles sur les quatre arcs antérieurs en arrière de l'hyoïde. Ce sont les rudiments des branchies. Ils atteignent une longueur considérable avant d'être recouverts par la membrane operculaire. Chez le *Cobitis* (Götte, n° 64), ils se montrent chez les jeunes larves comme des prolongements filiformes équivalents aux branchies externes des Élasmobranches. Les extrémités de ces prolongements s'atrophient pendant que les portions basilaires deviennent les lamelles branchiales permanentes. La figure 42 montre les relations générales des fentes après la fermeture de la fente hyo-mandibulaire.

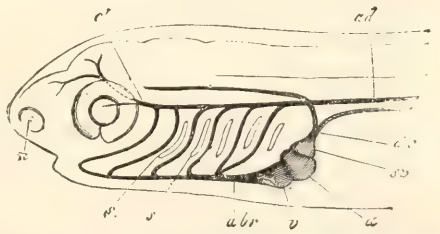


Fig. 42. — Vue diagrammatique de la tête d'un embryon de Téléostéen avec les troncs vasculaires primitifs (emprunté à Gegenbaur) (**).

(*) *oc*. œil. — *ht*. cœur. — *hyv*, vésicule post-anale. — *ch*, notochorde.

(**) *a*, oreillette. — *v*, ventricule. — *abr*, artère branchiale. — *c'*, carotide. — *ad*, aorte. — *s*, fentes branchiales. — *sv*, sinus veineux. — *dc*, canal de Cuvier. — *n*. fossette nasale.

La vessie natatoire se développe comme un diverticule dorsal du tube digestif très peu en avant du foie. Elle s'insinue entre les deux lames du mésentère dans lequel elle s'étend en arrière. Elle paraît, chez le Saumon, la Carpe et d'autres types, se développer un peu à droite de la ligne médiane dorsale, mais il est assez douteux que ce fait ait quelque signification spéciale. Chez le Saumon et la Truite, elle se forme beaucoup plus tard que le foie, mais d'après Von Baer les deux apparaissent à peu près en même temps chez la Carpe. L'absence de conduit pneumatique chez les Physoclistes est due à une atrophie post-larvaire. La région de l'estomac se réduit presque à rien chez la larve.

L'œsophage devient solide comme celui des Élasmobranches et reste ainsi longtemps après l'éclosion.

Le foie, au premier stade auquel je l'ai observé chez les Truites (27 jours après la fécondation), est un diverticule ventral solide de l'intestin qui dans la région du foie est lui-même dépourvu de lumière.

Le système excréteur commence par la constitution d'un canal segmentaire formé par une constriction de la paroi de la cavité péritonéale. L'extrémité antérieure reste ouverte dans la cavité générale et forme un pronéphros. Sur le côté interne et en face de cet orifice, il se développe un glomérule et la partie de la cavité générale qui contient le glomérule et l'orifice du pronéphros s'isole du reste de la cavité générale et forme une capsule de Malpighi complètement close.

Le mésonéphros (corps de Wolff) se développe tardivement.

Les nageoires impaires apparaissent comme de simples replis du tégument sur les lignes dorsale et ventrale en continuité l'un avec l'autre autour de l'extrémité de la queue. Le repli ventral se termine en avant à l'anus.

Les nageoires dorsales et ventrales se développent de ce repli par une hypertrophie locale. La nageoire caudale (1) cependant subit une métamorphose plus compliquée. Ses côtés dorsal et ventral sont d'abord symétriques ou à peu près par rapport à l'extrémité postérieure de la notochorde. Cette symétrie ne persiste pas longtemps, mais bientôt la partie ventrale de la nageoire avec ses rayons se développe beaucoup plus que la partie dorsale, et en même temps la partie postérieure de la notochorde se relève vers le côté dorsal.

Dans quelques cas, comme chez le *Gadus*, le Saumon, l'apparition simultanée d'une série de rayons dans la nageoire sur les côtés dorsal et ventral de la notochorde fait que la symétrie extérieure de la queue n'est pas altérée de cette manière. Dans la plupart des cas, il est loin d'en être ainsi.

Chez le Turbot, qui peut servir de type, la symétrie primitive est bientôt détruite par l'apparition de rayons sur le côté ventral de la nageoire. La région où ils se développent forme bientôt un lobe, et la

(1) Outre le mémoire d'Al. Agassiz (n° 55), voy. les mémoires de Huxley, Kölliker, Vogt, etc.

queue devient extérieurement hétérocerque (fig. 43, A). Le lobe ventral avec ses rayons continue à devenir plus proéminent et fait que la queue devient bilobée (fig. 43, B), étant composée d'un lobe dorsal embryonnaire sans rayons (*c*) qui contient la notochorde et d'un lobe ventral avec rayons qui formera la nageoire caudale permanente. A cet état, la nageoire caudale ressemble à la forme ordinaire chez les Élasmobranches ou davantage encore à celle de certains Ganoïdes comme l'Esturgeon. Le lobe ventral continue à se développer et dépasse bientôt le lobe dorsal qui peu à peu s'atrophie avec la notochorde qu'il contient et finit par disparaître laissant à peine une trace sur le côté dorsal de la queue (fig. 43, C, *c*). En même temps, les rayons du lobe ventral deviennent peu à peu parallèles à l'axe du corps, et ce lobe avec quelques rayons accessoires dorsaux et ventraux supportés par les apophyses neurales et hœmales forme la nageoire caudale permanente qui, quoique réellement asymétrique, prend une forme extérieurement symétrique. L'extrémité relevée de la notochorde qui se continue originellement dans le lobe dorsal primitif, s'entoure d'un os non divisé en vertèbres séparées qui forme l'urostyle (*u*). Les apophyses hæmales qui lui appartiennent sont représentées par deux masses cartilagineuses qui s'ossifient plus tard formant les os hypuraux et supportant les rayons primaires de la queue (fig. 43, *f*). Les derniers changements de la notochorde et de l'urostyle sont très variables dans les différents types de Téléostéens. On peut décrire les Téléostéens comme passant par un stade Élasmobranche ou un stade analogue à celui de la plupart des Ganoïdes pré-jurassiques ou de l'Esturgeon pour ce qui concerne leur nageoire caudale.

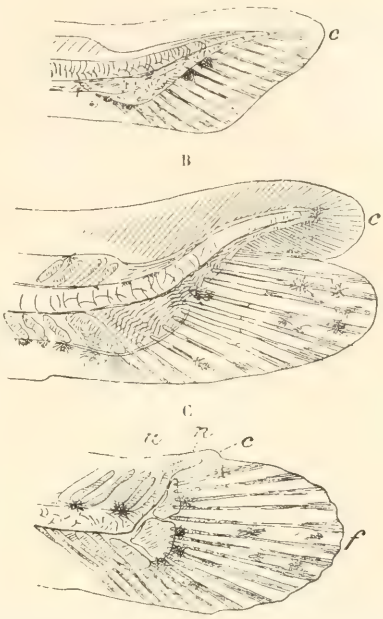


Fig. 43. — Trois stades du développement de la queue du Turbot (d'après Agassiz) (*).

Les nageoires paires antérieures apparaissent avant les postérieures,

(*) A, stade où la nageoire caudale permanente commence à se montrer comme un élargissement de la nageoire caudale embryonnaire.

B, stade ganoïde dans lequel il existe une véritable queue hétérocerque.

C, stade où la nageoire caudale embryonnaire est presque complètement atrophiée. — *c*, nageoire caudale embryonnaire. — *f*, nageoire caudale permanente. — *n*, notochorde. — *u*, urostyle.

et il ne paraît pas y avoir, comme chez les Élasmobranches, d'indications de leur apparition comme parties d'une nageoire latérale continue.

La plupart des Poissons osseux présentent des changements post-embryonnaires plus ou moins considérables dont les plus remarquables sont ceux subis par les Pleuronectides (1). Ces Poissons qui, à l'état adulte ont les yeux asymétriquement placés sur un même côté de la tête sortent de l'œuf semblables aux Téléostéens normaux. Dans la plupart des cas, comme ils avancent en âge, l'œil du côté qui en est dépourvu à l'état adulte se déplace un peu en avant, puis tourne peu à peu autour du côté dorsal de la tête jusqu'à ce qu'enfin il vienne à être situé sur le même côté que l'autre œil. Durant ce processus, l'œil en voie de déplacement, reste toujours superficiel et continue à fonctionner et lorsque les deux sont du même côté de la tête, le côté du corps qui est dépourvu d'organe de vision perd ses cellules pigmentaires et devient incolore. La nageoire dorsale après la rotation de l'œil s'étend en avant au delà du niveau des yeux.

Dans le genre *Plagusia* (Steenstrup, Agassiz, n° 56), la nageoire dorsale prend son extension antérieure avant le déplacement de l'œil (l'œil droit dans cette forme), ce qui détermine quelques modifications dans le phénomène. L'œil en se déplaçant s'enfonce graduellement dans les tissus de la tête, à la base de la nageoire au-dessus de l'os frontal, et dans ce processus le large orifice originel de l'orbite est très réduit. Bientôt un nouvel orifice se forme sur le côté opposé (gauche) de la nageoire dorsale, de sorte que l'orbite a deux orifices extérieurs, un du côté gauche et un du côté droit. L'orifice droit originel s'atrophie bientôt et l'œil traverse les tissus à la base de la nageoire dorsale pour se placer tout à fait sur le côté gauche.

L'œil qui se déplace est tantôt le droit, tantôt le gauche, suivant les espèces.

Le caractère le plus remarquable sous lequel les jeunes d'un grand nombre de Téléostéens diffèrent des adultes est la possession d'épines provisoires, très souvent formées par des saillies osseuses dont les intervalles sont remplis chez l'adulte. Ces saillies, comme l'a suggéré Günther, sont probablement d'acquisition secondaire comme les épines de la Zoé des Crustacés larvaires et destinées à la défense.

Les dimensions du sac vitellin diffèrent considérablement dans les différents types des Téléostéens.

Selon qu'il est enfermé dans les parois du corps ou qu'il forme un appendice ventral distinct, Von Baer l'appelle sac vitellin interne ou externe. D'après Von Baer le sac vitellin reste en communication avec l'intestin immédiatement en arrière du foie ; d'après Lereboulet au contraire il y a un pédicule vitellin qui s'ouvre entre l'estomac et le foie et persiste jusqu'à la résorption du sac vitellin. Mes propres observations sur le Saumon et la Truite ne confirment entièrement ni l'une ni l'autre de ces opinions. Autant que j'ai pu m'en assurer toute communication entre le sac vitellin et le tube digestif disparaît de très bonne heure. Chez la Truite, la communication est

(1) Voy. Agassiz (n° 56) et Steenstrup, Malm.

interrompue avant l'éclosion, et chez le Saumon récemment éclos, je ne puis trouver aucune trace de pédoncule vitellin. La résorption du vitellus semblerait par conséquent être entièrement effectuée par les vaisseaux sanguins.

Le sac vitellin persiste longtemps après l'éclosion et est peu à peu résorbé. Pendant les stades qui précèdent immédiatement l'éclosion ou qui la suivent de près, le mésoblaste du sac vitellin présente un riche développement vasculaire (*Cyprinus*). Le sang est d'abord contenu dans des espaces lacunaires, mais se limite ensuite à des canaux définis. Quant à ses relations exactes avec le système vasculaire de l'embryon, de nouvelles observations semblent nécessaires.

La description suivante est donnée par Rathke (n° 72) et Lereboullet (n° 71). D'abord une veine sous-intestinale (voy. le chapitre consacré à la circulation) débouche dans les lacunes du sac vitellin, et le sang de ces lacunes est ramené directement au cœur. Plus tard, lorsque le foie est développé la veine sous-intestinale se divise en capillaires dans le foie, d'où elle passe dans le sac vitellin et de là au cœur. Une artère qui naît de l'aorte pénètre dans le foie et s'y divise en capillaires en continuité avec ceux du sac vitellin. Ce vaisseau est peut-être l'équivalent de l'artère qui se rend au sac vitellin chez les Élasmobranches, mais il semble possible qu'il y ait quelques erreurs dans cette description.

(55) A. Agassiz. On the young stages of some Osseous Fishes. I. Development of the Tail. (*Proceedings of the American Aademy of Arts and Sciences*. XIII. Présenté le 11 Oct. 1877.)

(56) A. Agassiz. II Development of the Flounders. (*Proceedings of the American Acad. of Arts and Sciences*, XIV. Présenté en juin 1878.)

(57) K. E. v. Baer. *Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische*. Leipzig, 1835.

(58) Ch. van Bambeke. Premiers effets de la fécondation sur les œufs des Poissons : sur l'origine et la signification du feuillet muqueux ou glandulaire chez les Poissons osseux. (*Comptes rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, LXXIV. 1872.)

(59) Ch. van Bambeke. Recherches sur l'Embryologie des Poissons osseux (*Mém. couronnés et Mém. de savants étrangers de l'Académie roy. Belgique*, XL. 1875).

(60) E. v. Beneden. A contribution to the history of the Embryonic development of the Teleosteans (*Quart. J. of Micr. Sci.*, XVIII. 1878).

(61) E. Calberla. Zur Entwicklung des Medullarrohres u. d. Chorda dorsalis d. Teleostier u. d. Petromyzonten (*Morphologisches Jahrbuch*, III. 1877).

(62) A. Götte. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere (*Archiv f. mikr Anat.*, IX. 1873).

(63) A. Götte. Ueber d. Entwicklung d. Central-Nervensystems der Teleostier (*Archiv f. mikr. Anat.*, XV. 1878).

(64) A. Götte. Entwick. d. Teleostierkeime (*Zoologischer Anzeiger*, I, n° 3. 1878).

(65) W. His. Untersuchungen über die Entwicklung von Knochenfischen, etc. (*Zeitf. Anat. u. Entwicklungsgeschichte*, I. 1876).

(66) W. His. Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo (Saumon). (*Archiv f. Anat. u. Physiol.* 1878).

(67) E. Klein. Observations on the early Development of the Common Trout (*Quart. J. of Micr. Science*, XVI. 1876).

(68) C. Kupffer. Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische (*Archiv f. mikr. Anat*, IV. 1868).

(69) C. Kupffer. *Ueber Laichen u. Entwicklung des Ostsee-Herings*. Berlin, 1878.

(70) M. Lereboullet. Recherches sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Ecrevisse (*Annales Sciences nat.*, 4e sér., I. 1854).

(71) M. Lereboullet. Recherches d'Embryologie comparée sur le développement de la Truite (*An. Sci. Nat.*, 4e sér., XVI. 1861).

(72) T. Oellacher. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXII, 1872 et XXIII. 1873).

(72*) H. Rathke (*Abh. z. Bildung u. Entwick. d. Menschen u. Thiere.* 2e partie *Blennius*. Leipzig, 1832-3).

(73) Rieneck. Ueber die Schichtung des Forellenkeims (*Archiv f. mikr. Anat.*, V. 1869).

(74) S. Stricker. Untersuchungen über die Entwicklung der Bachforelle (*Sitzungsberichte der Wiener k. Akad. d. Wiss.*, LI. 1865).

(75) Carl. Vogt. Embryologie des Salmones (*Histoire Naturelle des Poissons de l'Europe Centrale.* de L. Agassiz. 1842).

(76) C. Weil. Beitrage zur Kenntniss der Knochenfische (*Sitzungsber. der Wiener kais. Akad. der Wiss.*, LXVI. 1872).

CHAPITRE V

CYCLOSTOMES (1)

La Lamproie est le seul type de ce groupe de poissons dégénéré mais primitif, dont le développement ait été étudié jusqu'ici (2).

Le développement ne jette cependant aucune lumière sur les relations du groupe. La ressemblance de la bouche et d'autres parties de la Lamproie à celles du Têtard indiquent probablement qu'il a existé une forme ancestrale commune aux Cyclostomes et aux Amphibiens. L'embryologie n'ajoute cependant rien aux données de l'anatomie sur ce sujet. Le fait que la segmentation est complète a été considéré à un moment comme indiquant une affinité entre les deux groupes, mais la découverte d'une segmentation également complète chez les Ganoïdes ôte à ce caractère du développement toute importance spéciale. Dans la formation des feuillets et dans la plupart des autres caractères du développement, il n'y a rien qui indique une parenté spéciale avec les Amphibiens et dans le mode de formation du système nerveux, la Lamproie montre une modification particulière qui n'est connue ailleurs que chez les Téléostéens et le Lépidostée.

Dohrn (3) a été le premier à mettre en évidence le caractère dégénéré des Cyclostomes. Je ne peux pas cependant admettre avec lui qu'ils dérivent d'un type de Poissons, relativement très perfectionné. Il me paraît presque certain qu'ils appartiennent à un groupe de Poissons, dans lequel il n'y avait pas un véritable squelette d'arcs branchiaux, le squelette branchial qu'ils possèdent étant simplement un système extra-branchial, tandis que je ne vois aucune raison pour supposer qu'un véritable squelette branchial ait disparu. Si les Cyclostomes primitifs n'avaient pas de véritables arcs branchiaux, ils ne pouvaient pas avoir de mâchoires, puisque les mâchoires sont essentiellement développées aux dépens de l'arc branchial mandibulaire. Ces considé-

(1) I. **Hyperoartia** *Petromyzon.*
II. **Hyperotreta** *Myxine, Bdellostoma.*

(2) Le présent chapitre est principalement fondé sur des observations que j'ai pu faire au printemps de 1880 sur le développement du *Petromyzon Planeri.* M. Scott a bien voulu parcourir mes épreuves et m'a fait une série de précieuses suggestions ; il m'a également envoyé avant la publication un exemplaire de sa note préliminaire (n° 87) dont j'ai pu faire usage en corrigeant mes épreuves.

(3) *Der Ursprung der Wirbelthiere*, etc. Leipzig, 1875.

rations à l'appui desquelles viennent nombre d'autres traits de l'anatomie des Cyclostomes, tels que le caractère du squelette axial, la rectitude du tube intestinal, la présence d'une veine sous-intestinale, etc., tendent tous à prouver que ces Poissons sont des restes d'un groupe primitif et prégnathostome. Les quelques membres survivants de ce groupe devront probablement leur préservation à leur état parasite ou semi-parasite, tandis que l'ensemble du groupe a probablement disparu à l'apparition des Vertébrés gnathostomes.

L'œuf mûr du *Petromyzon Planeri* est un corps ovoïde d'un diamètre d'environ 1mm. Il est constitué principalement par un vitellus opaque presque blanc entouré d'une membrane formée d'une couche interne perforée et d'une couche externe sans structure. La couche interne paraît être percée au pôle formatif d'un pore que l'on peut appeler un micropyle (Kupffer et Benecke, n° 79). Une enveloppe muqueuse entoure les membranes ovulaires et fait adhérer l'œuf, lorsqu'il est pondu aux pierres et aux autres objets.

Pour effectuer la fécondation, le mâle s'attache par sa ventouse buccale à la femelle. Les individus accouplés se balançant ensemble émettent respectivement par leurs pores abdominaux des œufs et des spermatozoïdes qui tombent dans un trou creusé à l'avance (1).

La segmentation est totale et inégale et ressemble beaucoup à celle de l'œuf de la Grenouille (voy. tome I, p. 85). Le pôle supérieur est un peu plus blanc que le pôle inférieur. Il se forme de très bonne heure une cavité de segmentation placée entre les petites cellules du pôle supérieur et les grosses cellules du pôle inférieur. Elle est proportionnellement plus grande que chez la Grenouille et son toit vient à s'amincir de façon à n'être plus formé que par une seule rangée de petites cellules. Sur les côtes de la cavité de segmentation il y a toujours plusieurs rangées de petites cellules qui plongent peu à peu dans les plus grosses cellules du pôle inférieur de l'œuf. La segmentation s'achève en environ cinquante heures.

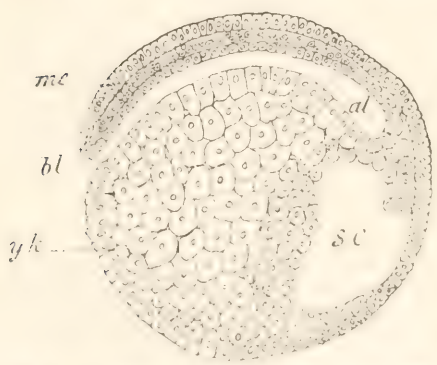


Fig. 11. Coupe longitudinale verticale d'un embryon de *Petromyzon Planeri* de 136 heures (*).

(1) On peut obtenir sans difficulté la fécondation artificielle en faisant tomber dans le même vase les œufs et les spermatozoïdes d'un mâle et d'une femelle arrivés à la maturité sexuée. Les œufs fécondés s'élèvent facilement. Le *Petromyzon Planeri* pond dans la seconde moitié d'avril.

(*) *me*, membrane. — *yk*, cellules vitellines. — *al*, cavité digestive. — *bl*, blastopore. — *sc*, cavité de segmentation.

La segmentation est suivie par une invagination asymétrique (fig. 44) qui aboutit à un mode de formation de l'hypoblaste fondamentalement semblable à celui de la Grenouille. Le processus a été décrit d'une manière exacte en général par M. Schultze (n° 81).

A la limite entre les grosses et les petites cellules de l'embryon, un peu au-dessous de la cavité de segmentation apparaît une petite fossette circulaire dont le toit est formé par un repli des petites cellules et le plancher par les grosses cellules. Cette fossette est le commencement du mésentéron. Elle devient bientôt plus profonde (fig. 44) et s'étend comme un tube bien défini (représenté en coupe transversale dans la figure 45, *al*) dans la direction de la cavité de segmentation. Dans le

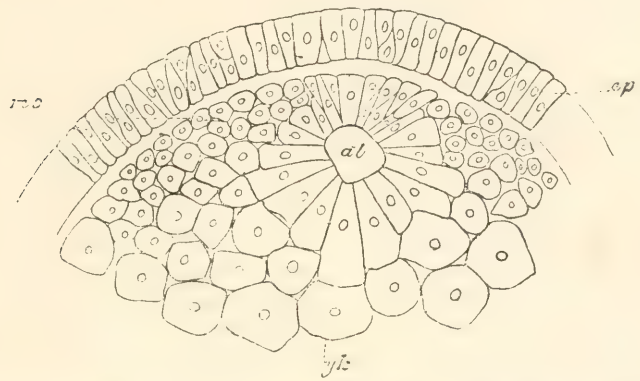


Fig. 45. — Coupe transversale d'un embryon de *Petromyzon* 160 heures après la fécondation (*).

cours de la formation du mésentéron, la cavité de segmentation devient de plus en plus petite et finit par être oblitérée (vers la 200e heure). Le toit du mésentéron est formé par la continuation de l'invagination des petites cellules et son plancher est constitué par de grosses cellules vitellines. Le large orifice externe est recouvert du côté dorsal par une lèvre assez saillante, homologue au rebord terminal de l'embryon. L'orifice persiste presque jusqu'à l'éclosion, mais finit par se fermer et ne devient pas l'anus permanent. Après la formation du mésentéron, l'hypoblaste est composé par deux groupes de cellules : les cellules vitellines et les cellules qui forment le toit du mésentéron.

Pendant que ces changements s'effectuent, les petites cellules, ou, comme on peut maintenant les appeler, les cellules épiblastiques s'étendent graduellement au-dessus des grosses cellules vitellines comme dans les types normaux d'invagination épibolique. L'extension de l'épiblaste sur les cellules vitellines n'est pas uniforme, mais est plus rapide sur le méridien opposé à l'orifice de la cavité digestive de sorte que

(*) *ep*, épiblaste. — *al*, mésentéron. — *yk*, cellules vitellines. — *ms*, mésoblaste.

celui-ci reste dans une échancrure (Cf. Elasmobranches). L'invagination épibolique a lieu, comme chez les Mollusques et beaucoup d'autres formes, non seulement par la division des cellules épiblastiques préexistantes, mais encore par la formation de nouvelles cellules épiblastiques aux dépens des cellules vitellines (fig. 44) et jusqu'après le complet revêtement des cellules vitellines il n'y a jamais de ligne de démarcation nette entre les deux groupes de cellules. Au moment de l'oblitération de la cavité de segmentation, le vitellus tout entier est entouré par l'épiblaste. Les cellules vitellines adjacentes à l'orifice du mésentéron sont les dernières à être recouvertes et lorsqu'elles le sont cet orifice constitue le blastopore tout entier. L'épiblaste est formé d'une seule rangée de cellules columnaires.

Le mésoblaste et la notochorde. — Pendant ces phénomènes, le mésoblaste se constitue. Il apparaît, comme chez les Elasmobranches, sous la forme de deux plaques dérivées de l'hypoblaste primitif (1). Pendant l'invagination qui forme le mésentéron, quelques-unes des cellules hypoblastiques de chaque côté de la couche invaginée deviennent plus petites et se distinguent en deux plaques mal délimitées (fig. 45, *ms*). Il est difficile de dire si ces plaques sont entièrement dérivées des cellules invaginées ou sont *en partie* formées directement aux dépens des cellules vitellines préexistantes, mais je suis porté à adopter la dernière opinion, l'extension ventrale des plaques mésoblastiques s'effectue incontestablement aux dépens des cellules vitellines. Les plaques mésoblastiques deviennent bientôt mieux définies et constituent (fig. 46, *ms*) des formations bien définies, triangulaires en coupe, sur les deux côtés de la ligne médiane.

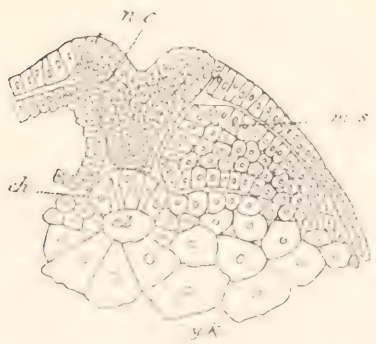


Fig. 46. — Coupe transversale d'un embryon de *Petromyzon Planeri* de 208 heures montrant la formation du cordon neural et de la notochorde (*).

Au moment de la première formation du mésoblaste, les cellules hypoblastiques qui constituent le toit du mésentéron sont souvent disposées en deux couches imparfaitement distinctes (fig. 45). Bientôt cependant elles forment une seule couche. Lorsque le mésoblaste est

(1) D'après Nuel, le mésoblaste à son apparition formerait une seule plaque continue sur la ligne médiane dorsale qui serait plus tard divisée en deux et repoussée sur les côtés. — Nuel, Quelques phases du développement du *Petromyzon Planeri* (*Arch. de Biolog.*, II, 1880.) (*Trad.*).

(*) *ms*, mésoblaste. — *n. c*, cordon neural. — *ch*, notochorde. — *yk*, cellules vitellines. — *al*, tube digestif.

bien constitué, les parties latérales de l'hypoblaste s'étendent au-dessous de la portion axiale de sorte que celle-ci (fig. 46, *ch*) s'isole en un cordon axial et est ensuite enfermée entre le cordon médullaire (*mc*) (qui est alors formé) et une lame continue d'hypoblaste en dessous. Ses cellules se divisent et il constitue la notochorde. La notochorde est ainsi directement formée par la portion axiale de l'hypoblaste primitif. Son mode d'origine peut être comparé à celui de la notochorde chez l'*Amphioxus* où un repli axial de la paroi archentérique s'isole pour former la notochorde. Ces caractères du développement de la notochorde ont été établis pour la première fois par Calberla (1) (n° 78).

Histoire générale du développement. — Jusque vers la période où l'épiblaste achève de recouvrir l'hypoblaste, on ne voit de trace extérieure d'aucun des organes de l'embryon, mais vers ce stade, c'est-à-dire environ 180 heures après la fécondation, le rudiment de la plaque médullaire se montre comme une bande linéaire qui s'étend en avant à partir du blastopore sur toute une moitié de la circonférence de l'embryon. La plaque médullaire montre d'abord un sillon médian peu profond, mais elle se convertit en un cordon médullaire, non comme cela est ordinaire chez les Vertébrés, mais, comme l'a montré, le premier, Calberla, d'une manière qui ressemble beaucoup plus au processus de formation du cordon médullaire chez les Téléostéens. Le long du sillon médian, l'épiblaste s'épaissit et forme une sorte de carène se projetant en dedans vers l'hypoblaste (fig. 46, *m*). Cette carène est le rudiment du cordon médullaire. Elle devient bientôt plus saillante, le sillon médian disparaît et elle se sépare de l'épiblaste comme un cordon solide (fig. 47, *mc*).

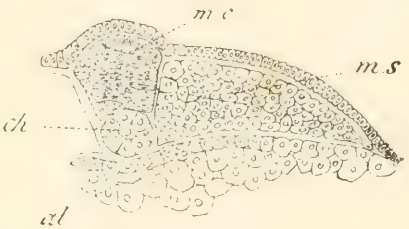


Fig. 47. Coupe transversale d'une partie d'un embryon de *Petromyzon Planeri* de 256 heures (*).

A ce moment l'embryon tout entier est devenu plus allongé et à sa face dorsale se montre un bourrelet formé par la saillie du cordon médullaire A la lèvre du blastopore, le cordon médullaire est en continuité avec l'hypoblaste formant ainsi le rudiment d'un canal neurentérique.

Calberla donne une description de la formation du canal neural, semblable à celle qu'il donne pour les Téléostéens (voy. p. 68).

D'après lui l'épiblaste se divise en deux lames dont l'externe s'invagine

(1) Dans la figure de Calberla qui montre le développement de la notochorde, les limites du mésoblaste et de l'hypoblaste sont inexactement indiquées.

(*) *mc*, canal médullaire. — *ch*, notochorde. — *al*, tube digestif. — *ms*, plaque mésoblastique.

dans le cordon neural, une fente médiane, au centre de l'involution représentant la gouttière neurale. Le canal neural définitif est tapissé par les cellules invaginées. Scott (n° 87) confirme entièrement Calberla sur ce point, et, quoique mes propres coupes ne montrent pas nettement une involution de la couche externe de cellules épiblastiques, le témoignage de ces deux observateurs doit sans doute être accepté.

Bientôt après l'établissement complet du cordon neural, l'allongement de l'embryon procède avec une grande rapidité. Les figures 48, A, B

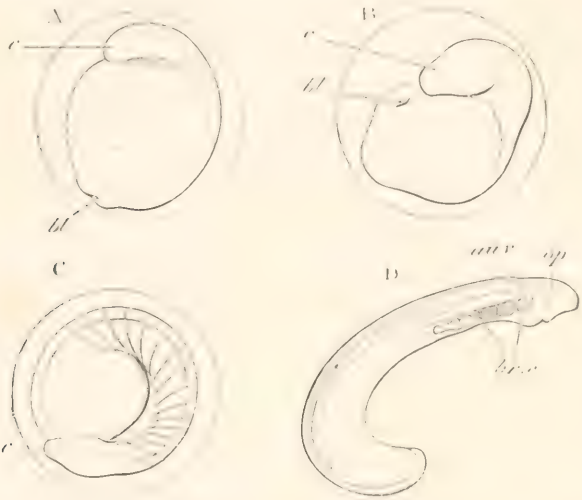


Fig. 48. — Quatre stades du développement du *Petromyzon* (d'après Owsjannikoff) (*).

et C montrent le processus de cet accroissement. La portion céphalique (A, *e*) devient d'abord distincte formant une protubérance antérieure dégagée du vitellus. Vers le moment où elle se forme, les plaques mésoblastiques commencent à se diviser en somites, mais l'embryon est si opaque que ce phénomène ne peut être étudié que sur des coupes. Bientôt après une cavité axiale apparaît dans le centre du cordon neural de la même manière que chez les Téléostéens.

L'allongement général de l'embryon continue rapidement et, comme le montrent les figures, l'extrémité antérieure est appliquée contre la face ventrale ou vitelline (B). Avec l'accroissement de l'embryon, le vitellus se limite entièrement à la partie postérieure. Cette partie est en conséquence considérablement dilatée et pourrait aisément être prise pour la tête. La position du vitellus donne à l'embryon une apparence très singulière. La différence apparente entre lui et les

(*) *e*, extrémité céphalique. — *bl*, blastopore. — *op* vésicule optique. — *au.v*, vésicule auditive. — *rb.c*, fentes branchiales.

embryons des autres Poissons sous le rapport de la position du vitellus est due principalement au fait que la portion post-anale de la queue ne se développe que tardivement et est toujours petite. L'embryon en s'allongeant s'enroule en spirale dans la coque de l'œuf. Avant l'éclosion, les somites mésoblastiques sont distinctement marqués (C).

L'éclosion a lieu de 13 à 21 jours après la fécondation, la période variant suivant la température.

Pendant que s'effectuent ces changements dans la forme externe de l'embryon, le développement des divers organes fait des progrès considérables. Cela est particulièrement vrai pour la tête. Le cerveau devient distinct de la moelle, les sacs auditifs et les vésicules optiques se développent. La région branchiale du mésentéron se constitue et détermine la dilatation de la partie antérieure du corps et les poches branchiales naissent du pharynx. L'anus se forme et il s'établit également un canal neurentérique (Scott). La nature de ces changements et d'autres encore se comprendra mieux après la description de la structure de la larve immédiatement après l'éclosion. La figure 48, D, montre l'apparence générale de la larve à cette période. Le corps est un peu recourbé, l'extrémité postérieure est considérablement dilatée par le vitellus tandis que l'extrémité antérieure est très grêle. Toutes les cellules contiennent encore des particules vitellines qui rendent l'embryon très opaque. La larve exécute seulement des mouvements lents et est incapable de nager.

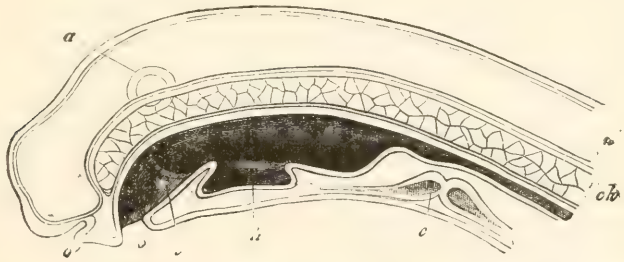


Fig. 49. — Coupe diagrammatique verticale d'une larve récemment éclose de *Petromyzon* (emprunté à Gegenbaur, d'après Calberla) (*).

Les figures 49 et 50 montrent la structure de la tête. La figure 49 est une coupe d'une très jeune larve, la figure 50 au contraire est empruntée à une larve trois jours après l'éclosion et montre les parties avec beaucoup plus de détails.

Sur le côté ventral de la tête est placé l'orifice buccal (fig. 50, *m*) conduisant dans un vaste stomodæum qui est encore sans communication avec le mésentéron. Le stomodæum se prolonge très loin à la face

(*) *o*, bouche. — *o'*, fossette olfactive. — *c*, cloison séparant le stomodæum du mésentéron. — *h*, involution thyroïde. — *n*, cordon médullaire. — *ch*, notochorde. — *c*, cœur. — *a*, vésicule auditive.

ventrale sous la partie antérieure du mésentéron. Immédiatement en arrière du stomodæum est située la région branchiale du mésentéron. Latéralement elle se continue de chaque côté en sept ou peut-être huit

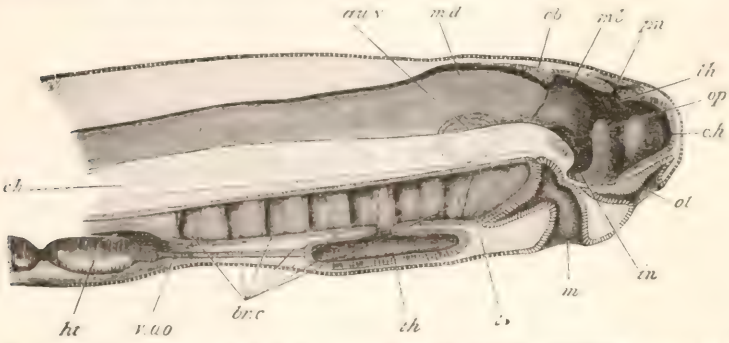


Fig. 50. — Coupe verticale diagrammatique de la tête d'une larve de *Petromyzon*, longue de 4mm,5 trois jours après l'éclosion.

Les vésicules optique et auditive sont supposées vues au travers des tissus. Les lettres *te* indiquent la base du voile, point où, d'après Scott, serait située la fente hyo-mandibulaire (*).

poches branchiales (fig. 50, *br. c.*), qui s'étendent vers l'extérieur jusque près de la peau, mais ne sont pas encore ouvertes. Entre les poches successives sont placés des segments mésoblastiques de même nature et de même structure que les parois des cavités céphaliques des embryons d'Élasmobranches, et comme elles, creusés d'une cavité centrale. Un segment semblable existe en arrière de la dernière et deux en avant de la première poches persistantes. Cette poche est située dans la même ligne verticale que le sac auditif (*au. v.*) et semblerait par conséquent être la fente hyo-branchiale; cette homologie est confirmée par le fait que deux cavités céphaliques la précèdent. A l'extrémité antérieure de la région branchiale du mésentéron est placé un épais bourrelet de tissu qui, lorsque s'établit la communication du stomodæum et du mésentéron, forme une cloison partielle entre les deux : cette cloison est appelée le voile (fig. 50, *tv*).

D'après Scott (n° 87) il se développe en avant de la poche déjà indiquée comme hyo-branchiale une huitième poche, formant la poche hyo-mandibulaire. Elle disparaît de bonne heure et ne porte jamais de lamelles branchiales (1). Le tissu qui forme la ligne d'insertion du voile me paraît représenter

(1) Scott m'informe qu'il n'a pu trouver la poche hyo-mandibulaire dans les larves longues de plus de 4mm,8. Mes matériaux des stades où elle devrait exister sont peu abondants, mais je n'ai jusqu'ici très probablement à cause de l'imperfection de ces matériaux pu trouver la poche hyo-mandibulaire de Scott ni sur des coupes, ni sur des

(*) *c.h.*, hémisphère cérébral. — *th*, couche optique. — *vi*, infundibulum. — *pn*, glande pinéale. *mb*, cerveau moyen. — *cb*, cervelet. — *md*, moelle allongée. — *au.v*, vésicule auditive. — *op*, vésicule optique. — *ol*, fossette olfactive. — *m*, bouche. — *br.c*, poches branchiales. — *th*, involution thyroïde. — *ht*, cœur. — *v.ao*, aorte ventrale. — *ch*, notochorde.

l'arc mandibulaire. Cette opinion s'appuie sur les considérations suivantes

1° Cette formation a *exactement* la position occupée d'ordinaire par l'arc mandibulaire.

2° Il existe dans les larves avancées (environ 20 jours après l'éclosion) un vaisseau artériel qui naît du prolongement ventral du bulbe artériel, suit l'insertion du voile et rejoint l'aorte dorsale présentant ainsi les relations d'une véritable artère branchiale.

A la face ventrale de la région branchiale, est placé un sac (fig. 49, *h* et 50, *th*), qui s'étend de l'extrémité antérieure de la région branchiale à la quatrième fente. Il constitue d'abord une gouttière ouverte, en haut, dans la gorge (fig. 51), mais bientôt l'orifice se rétrécit en un pore situé entre la seconde et la troisième poches branchiales *permanentes* (fig. 50, *th*). Chez l'Ammocète (1) ce tube simple se divise et prend une forme très compliquée quoique conservant encore son orifice dans la région branchiale du pharynx. Chez l'adulte il forme sous la région branchiale du pharynx une masse glandulaire équivalente à la glande thyroïde des Vertébrés supérieurs.

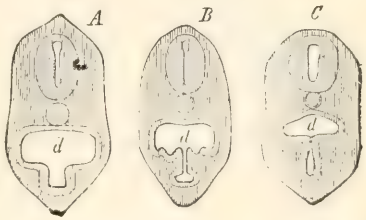


Fig. 51. — Coupes transversales diagrammatiques de la région branchiale d'une jeune larve de *Petromyzon* (emprunté à Gegenbaur, d'après Calberla) (*).

A la face ventrale de la tête et immédiatement en avant de la bouche est placée la fossette olfactive (fig. 50, *ol*). Elle est *impaire* dès l'origine et dans la larve qui vient d'éclore forme simplement une gouttière peu profonde d'épiblaste épaissi à la base de la partie antérieure du cerveau. Au stade représenté dans la figure 50, la portion ventrale de la gouttière originelle forme une fossette qui s'étend en arrière sous le cerveau presque jusqu'à l'infundibulum.

Sur le côté de la tête, presque au niveau de l'extrémité antérieure de la notochorde, est placé l'œil (fig. 50, *op*). Il est constitué (fig. 52 et 53) par une cupule optique très peu profonde à lame externe (rétinienne) épaissie et lame interne (choroïdienne) mince. En contact avec la lame rétinienne est placé le cristallin formé par une invagination

vues de face. Huxley décrit cette poche comme existant sous la forme d'une fente aux stades plus avancés; je n'ai pas non plus réussi à observer cette fente. Je n'ai observé qu'incomplètement le vaisseau interprété plus loin comme l'artère branchiale de l'arc mandibulaire, et je n'étais pas sûr de mes interprétations à son sujet. Scott me fait savoir cependant dans une lettre qu'il existe incontestablement.

(1) Schneider (n° 85) dit que chez l'Ammocète complètement développée, l'orifice est situé entre la troisième et la quatrième poches. Cela n'est certainement pas vrai pour la jeune larve.

(*) *d*, région branchiale du pharynx.

de la peau à laquelle il est encore attaché à l'éclosion de la larve (fig. 52). L'œil à ce stade ne diffère de celui des autres Vertébrés que par ses dimensions extrêmement petites et par le caractère rudimentaire de ses parties constituantes.

Fig. 52. — Coupe horizontale de la tête d'une larve de *Petromyzon* récemment éclose montrant le développement du cristallin (*).

Le sac auditif est une large vésicule (fig. 50, *au. v.*) située sur le côté du cerveau en face de la première poche branchiale persistante.

Le cerveau est formé des parties ordinaires chez les Vertébrés (1), mais est caractérisé par le peu d'importance de la flexion crânienne. Le cerveau antérieur consiste (fig. 50) en un thalamencéphale (*th*) et un rudiment cérébral indivis (*c.h*). Au toit du thalamencéphale est attaché un sac aplati (*pn*) qui est probablement la glande pinéale. Le plancher se prolonge en un infundibulum (*in*) qui contient un prolongement du troisième ventricule. Les parois latérales du rudiment cérébral sont très épaissies.

En arrière du thalamencéphale vient le cerveau moyen (*mb*) dont les côtés forment les lobes optiques, puis le cerveau postérieur (*md*) dont le toit est épaissi à son bord antérieur pour former le cervelet (*ch*). La moelle allongée passe sans ligne de démarcation marquée à la moelle épinière.

Fig. 53. — Œil d'une larve de *Petromyzon*, neuf jours après l'éclosion (**).

La différenciation histologique du cerveau est déjà poussée assez loin et il a en général les mêmes caractères que la moelle épinière. Dans les premiers temps après l'éclosion de la larve, il présente dans toute son étendue un revêtement latéral de substance blanche. La notochorde (*ch*) se continue en avant dans la tête jusqu'au bord postérieur de l'infundibulum; elle est légèrement infléchie à son extrémité antérieure.

Du bord postérieur de la région auditive à l'extrémité de la région branchiale, le mésoblaste est divisé à la partie dorsale en myotomes qui correspondent à peu près, mais non exactement, en nombre aux poches branchiales.

(1) Les descriptions de Max Schultze sur la structure et l'histologie du cerveau sont très insuffisantes dans l'état actuel de la science.

(*) *th.c.* thalamencéphale. — *op v.* vésicule optique. — *l.* cristallin. — *h.c.* cavité céphalique.
(**) *l*, cristallin. — *r*, rétine. La coupe passe par un côté du cristallin.

L'accroissement des myotomes semblerait, comme on pouvait le prévoir d'après leur innervation indépendante, n'être pas en rapport avec celui des poches branchiales, de sorte qu'il y a un manque de correspondance entre ces parties, dont le degré varie à différentes périodes de la vie. La relation entre les deux dans une larve âgée est montrée dans la figure 54.

La tête de la larve de Lamproie diffère beaucoup dans son apparence générale de celle des Vertébrés normaux. La comparaison de la figure 50 et de la figure 39 le montre suffisamment. La différence la plus importante est due à l'absence d'une flexion crânienne prononcée chez la Lamproie, absence qui à son tour est probablement déterminée par le faible développement du cerveau antérieur.

Le stomodæum de la Lamproie est remarquablement grand; sa dimension et sa structure dans ce type sont en contradiction avec l'hypothèse émise par quelques embryologistes qui font dériver le stomodæum de la coalescence d'une paire de poches branchiales.

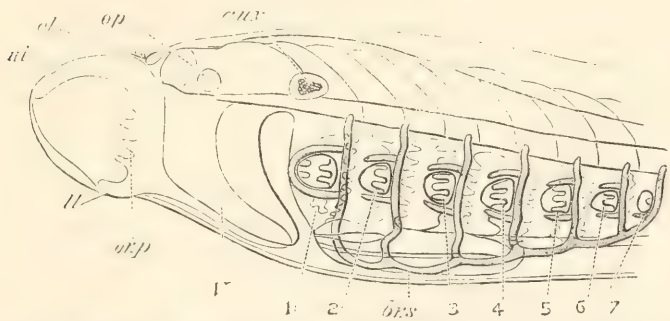


Fig. 54. — Tête d'une larve de *Petromyzon* de six semaines (modifié d'après Max Schultze) (*).

Dans la région du tronc, il existe une nageoire dorsale ininterrompue qui se continue autour de l'extrémité de la queue avec une nageoire ventrale.

Il y a une cavité générale bien développée, qui est particulièrement dilatée en avant dans la partie qui plus tard deviendra le péricarde. Dans cette région est logé le cœur presque droit divisé en une oreillette et un ventricule (fig. 49 et 50), le dernier continué en avant en un bulbe artériel.

Les myotomes sont maintenant très nombreux (environ 57, y compris ceux de la tête, dans une larve de trois jours). Ils sont séparés par des cloisons, mais ne remplissent pas tout l'espace intermédiaire ; ils ont un contour ondulé spécial. La notochorde est pourvue d'une

(*) *au.v*, vésicule auditive. — *op*, vésicule optique. — *ol*, fossette olfactive. — *ul*, lèvre supérieure. — *ll*, lèvre inférieure. — *or.p*, papilles du côté de la bouche. — *v*, voile. — *br.s*, squelette extrabranchial. — 1-7, fentes branchiales.

gaîne spéciale ; au-dessous d'elle est situé un cordon sub-notochordal.

Le tube digestif consiste en une portion antérieure étroite dépourvue de vitellus et une portion postérieure dont les parois sont distendues par l'abondance du vitellus. La portion antérieure correspond à la région de l'œsophage et de l'estomac, mais ne montre pas de différenciation en parties. Immédiatement en arrière de ce point, le tube digestif se dilate considérablement et porte du côté ventral l'orifice d'un sac impair unique qui est le commencement du foie. Les parois du sac hépatique sont unies en arrière aux cellules vitellines. Dans la région où le sac hépatique s'ouvre dans le tube digestif, ce dernier se dilate beaucoup.

La partie postérieure de la cavité digestive constitue encore une sorte de sac vitellin, sa paroi ventrale étant extrêmement épaissie et formée de plusieurs couches de cellules vitellines. La paroi dorsale est très mince.

Le système excréteur est composé de deux canaux segmentaires rattachés chacun en avant à un pronéphros bien développé, avec environ cinq entonnoirs ciliés ouverts dans la région péricardique de la cavité générale. Les canaux segmentaires des larves s'ouvrent en arrière dans la portion cloacale de la cavité digestive.

Le développement de la larve est très rapide. Le vitellus est résorbé et la larve devient en conséquence plus transparente. Elle est généralement couchée sur le côté et ressemble dans son apparence générale et sa manière d'être à un petit Amphioxus. Bientôt elle devient capable de nager avec vigueur, mais d'ordinaire, si rien ne vient la troubler, reste en repos pendant le jour et se tient de préférence dans les points les plus obscurs. Elle se redresse bientôt, et avec la disparition du vitellus, la queue devient plus étroite que la tête ; il se développe une grande nageoire caudale.

Lorsque la larve a atteint l'âge de vingt jours environ, elle présente dans la plupart de ses caractères anatomiques une grande ressemblance avec une Ammocète, quoique les différences histologiques entre mes larves les plus âgées (29 jours) et les Ammocètes même très jeunes soient considérables.

La bouche subit des modifications importantes. La lèvre supérieure devient beaucoup plus saillante, formant l'extrémité antérieure du corps (fig. 54, *ul*). L'orifice de la fossette nasale est ainsi reporté relativement en arrière, et amené à prendre une *position dorsale*. La comparaison des figures 50 et 54 fera comprendre ces changements. Sur le côté interne de la cavité buccale, il se forme un cercle de papilles (fig. 54, *or. p.*). A la partie dorsale ces papilles se continuent en avant en une rangée linéaire à la face inférieure de la lèvre supérieure. Une communication entre la cavité buccale et le sac branchial s'établit bientôt.

Les poches branchiales grandissent graduellement, mais ce n'est qu'au bout de quelque temps que s'établissent leurs petits orifices externes. Leurs parois, qui sont tapissées par l'hypoblaste, se soulèvent en replis, formant les lamelles branchiales. Les parois des cavités céphaliques intermédiaires forment les muscles contracteurs et dilatateurs des sacs branchiaux. La cage extra-branchiale s'établit de très bonne heure (elle existe chez la larve de 6 millimètres, 9 jours environ après l'éclosion) et est représentée dans une larve plus âgée, dans la figure 54, *br. s.* Elle n'est pas aussi compliquée chez ces jeunes larves que chez l'Ammocète, mais dans la figure de Max Schultze que j'ai reproduite, les éléments dorsaux du système sont omis. Sur la paroi dorsale de la région branchiale, il se forme un bourrelet cilié qui peut être homologue au bourrelet de la paroi dorsale du sac branchial des Ascidiens. Il a été décrit par Schneider chez l'Ammocète.

Sur le reste du tube digestif, il y a peu de chose à dire. Le diverticule hépatique primitif s'étend rapidement et forme une glande tubulaire. La position de son orifice dans le duodénum de ventrale devient latérale et même dorsale. Le canal conduit dans une vésicule biliaire enclavée dans la substance du foie. A la partie ventrale, le foie est uni à la paroi abdominale, mais il reste sur les côtés des passages par lesquels la cavité péricardique et la cavité générale restent en communication.

La plus grande partie du vitellus sert à la formation de la paroi de l'intestin. Cette partie de l'intestin dans une larve de neuf jours ($6^{mm},7$) a la forme d'un tube cylindrique, à cellules columnaires très épaisses entièrement remplies de particules vitellines. La paroi dorsale n'est plus, d'une manière appréciable, plus mince que la paroi ventrale. Dans les stades plus avancés, les cellules de cette partie de l'intestin deviennent graduellement moins columnaires à mesure que le vitellus est résorbé.

La destinée des cellules vitellines chez la Lamproie n'est pas la même que chez la plupart des autres Vertébrés à vitellus également abondant. Elles fournissent sans aucun doute des matériaux nutritifs à l'accroissement de l'embryon, et quoique dans la partie antérieure de l'intestin elles deviennent dans une certaine limite enfermées dans la cavité digestive et y disparaissent, cependant dans la région postérieure elles se transforment entièrement en l'épithélium régulier de l'intestin.

Au neuvième jour, un léger repli soutenu par du tissu mésoblastique se montre sur la paroi dorsale de l'intestin. Ce repli paraît se transporter vers le côté ventral; au moins à une période un peu plus avancée, un repli semblable mais mieux marqué se montre dans une position ventro-latérale. Ce repli est le commencement du repli qui chez l'adulte forme une demi-spirale, et est sans aucun doute équivalent à la valvule spirale des Élasmobranches et des Ganoïdes. Il contient un prolongement de l'artère cœliaque qui constitue d'abord l'artère vitelline.

Le système nerveux ne subit pas, pendant le commencement de la période larvaire, de changements qui demandent à être décrits.

L'orifice du sac olfactif se rétrécit et devient cilié (fig. 54, *ol*). Il est reporté, de la manière décrite plus haut, à la face dorsale de la tête. La lumière du sac est bien développée, et est en contact avec la base de la partie antérieure du cerveau.

Le système vasculaire ne présente pas de caractères très remarquables. Le cœur est droit et divisé en deux chambres. Le ventricule se continue en avant, en un bulbe artériel qui se divise en deux artères, au niveau du corps thyroïde. Du bulbe et de ses prolongements naissent huit branches qui se rendent aux branchies, et comme on l'a vu plus haut, un vaisseau probablement de même nature se rend à la région du voile. Le sang des sacs branchiaux se réunit dans l'aorte dorsale : une partie va à la tête, mais la plus grande partie se dirige vers la partie postérieure, au-dessous de la notochorde.

Le système veineux consiste dans les veines cardinales antérieures et postérieures ordinaires, qui s'unissent de chaque côté en un canal de Cuvier, et en un grand vaisseau sous-intestinal de même nature que celui de l'embryon des Elasmobranches, qui persiste cependant chez l'adulte. Il se divise en capillaires dans le foie et constitue par conséquent la veine porte. Du foie le sang est porté par la veine sus-hépatique au sinus veineux. Outre ces vaisseaux il y a une remarquable veine sub-branchiale impaire qui rapporte le sang directement au cœur de la partie ventrale de la région branchiale.

Métamorphose. — La larve qui vient d'être décrite ne se développe pas directement en l'adulte, mais devient d'abord une forme larvaire appelée Ammocète qui a été considérée comme une espèce distincte jusqu'à ce que Aug. Müller (n° 80) ait fait la belle découverte de sa nature.

L'Ammocète ne diffère guère de la larve qui vient d'être décrite. Ses éléments histologiques se différencient davantage et quelques organes atteignent un développement plus complet.

Fig. 55. — Œil d'Ammocète situé sous la peau (*).

Le squelette branchial se développe davantage et il se forme des capsules pour le sac olfactif et les sacs auditifs.

Le sac olfactif est presque divisé en deux par une cloison ventrale. L'œil (fig. 55) est beaucoup plus complètement développé; mais situé profondément au-dessous de la peau. La cupule optique forme une cavité profonde, dans l'orifice de laquelle est enchâssé le cristallin. Les couches réti-

(*) *ep.* épiderme. — *d.c.* tissus conjonctif dermique en continuité avec le tissu conjonctif sous-dermique. *s.d.c.* qui est aussi ombré. Ce tissu ne présente pas de limite définie autour de l'œil. — *m.* muscles. — *dm.* membrane de Descemet. — *l.* cristallin. — *r.h.* humeur vitrée. — *r*, rétine. — *rp.* pigments rétiniens.

niennes sont bien développées (cf. Langerhans) et la couche externe de la cupule optique, ou couche de pigment rétinien (*rp*), contient de nombreuses granulations pigmentaires surtout du côté dorsal. Les deux couches se confondent aux bords de la cupule optique. Elles constituent le commencement de la couche pigmentaire de l'iris, mais à ce stade ne sont pas pigmentées. Le mésoblaste de l'iris est à peine différencié. Le cristallin a la structure du cristallin embryonnaire des Vertébrés. La paroi interne est épaisse et doublement convexe, tandis que la paroi externe qui formera l'épithélium antérieur est très mince. Entre le cristallin et la rétine, il reste une seule cavité contenant l'humeur vitrée (*vh*). Il n'y a pas d'humeur aqueuse et les tissus situés en avant du cristallin ne présentent guère de ressemblance avec ceux des Vertébrés supérieurs. La cornée est représentée par l'épiderme (*ep*), le derme (*d. c*), le tissu conjonctif sous-dermique qui passe sans ligne de démarcation nette au derme, et une membrane épaisse en continuité avec la choroïde, qui représente la membrane de Descemet. Le tissu conjonctif sous-dermique se continue comme un revêtement autour de l'œil entier. Il n'y a pas de sclérotique particulièrement différenciée et la choroïde n'est qu'imparfaitement indiquée (1). Les caractères particuliers de l'œil de la jeune larve de l'Ammocète sont probablement dus à une dégradation.

Dans l'encéphale, les deux hémisphères cérébraux sont situés un de chaque côté de l'extrémité antérieure du thalamencéphale. Il y a des lobes olfactifs bien définis et deux nerfs olfactifs distincts.

Le système excréteur a subi de grands changements. Une série de tubes segmentaires qui apparaissent d'abord chez la larve d'environ 9^{mm} se constituent en arrière du pronéphros, et chez une Ammocète de 65^{mm} le pronéphros a commencé à s'atrophier. Les organes génitaux sont formés dans une larve d'environ 35^{mm}. Peu avant la métamorphose la portion du cloaque dans laquelle s'ouvrent les tubes segmentaires se sépare comme un sinus urogénital distinct dont les parois sont perforées par les deux pores abdominaux.

L'Ammocète du *Petromyzon Planeri* vit dans la vase des cours d'eau. Sans subir aucun changement de structure important, elle grandit peu à peu et au bout de trois ou quatre ans, subit une métamorphose. La larve complètement developpée peut être aussi grande ou même plus grande que l'adulte. La métamorphose a lieu entre août et janvier. L'époque de la reproduction est la seconde moitié d'avril et peu après avoir émis ses produits génitaux, la Lamproie meurt. Les transformations qui ont lieu dans la métamorphose sont très singulières.

La bouche en forme de dôme de la larve est remplacée (fig. 54) par une bouche plus nettement organisée pour la succion, pourvue de dents cuticulaires cornées (fig. 56). Les yeux apparaissent à la surface et la nageoire dorsale devient plus saillante et se divise en deux parties.

(1) Langerhans (*loc. cit.*) décrit l'œil de l'Ammocète d'une manière sous certains rapports très différente de celle qui vient d'être exposée. Sa description s'applique très probablement à une Ammocète plus âgée. Les points différents les plus importants paraissent être que l'humeur vitrée est presque résorbée et que l'iris est beaucoup mieux développé.

Outre ces changements visibles à l'extérieur, de très grandes modifications s'effectuent dans presque tous les organes ; on peut les énumérer brièvement.

1° Des changements très profonds ont lieu dans le squelette. Un système de cartilages complexe se développe en rapport avec la bouche; le crâne lui-même subit des modifications importantes et il se forme des arcs neuraux.

Fig. 50. — Bouche du *Petromyzon marinus* avec ses dents cornées (empruntée à E. Blanchard).

2° Des changements considérables intéressent les poches branchiales, et, d'après Schneider, dont les descriptions ne doivent cependant pas être acceptées sans quelque réserve, le sac branchial se détache de l'œsophage en arrière, puis l'œsophage émet en avant au-dessus du sac branchial un prolongement qui est d'abord solide. Ce prolongement forme la partie antérieure de l'œsophage de l'adulte et unit la cavité buccale primitive au voile. La bronche de l'adulte est ainsi la région branchiale de l'Ammocète tout entière, et la partie antérieure de l'œsophage de l'adulte est une formation entièrement nouvelle.

3° La partie postérieure de la cavité digestive de l'Ammocète subit une atrophie partielle. La vésicule biliaire est résorbée et le foie lui-même cesse de communiquer avec l'intestin.

4° L'œil subit des changements importants en ce qu'il se porte à la surface et acquiert tous les caractères de l'œil normal des Vertébrés.

5° L'encéphale devient relativement plus grand et plus compact et les lobes optiques (corps bijumeaux) deviennent plus distincts.

6° La cavité péricardique est complètement séparée de la cavité générale et il se forme un péricarde distinct.

7° Le mésonéphros de la larve disparaît et il se forme une nouvelle portion postérieure du rein.

Myxine. — L'œuf de la Myxine prêt à être pondu est enfermé, comme l'a montré Allen Thomson (1), dans une coque ovale cornée

(1) Todd's *Cyclopædia of Anatomy and Physiology*, article *Ovum*.

semblable sous beaucoup de rapports à celle des Élasmobranches ; de ses extrémités part une série de prolongements tubulaires en forme de trompette qui sans doute servent à les attacher aux objets marins. Aucune observation n'a été faite sur leur développement.

(77) E. Calberla. Der Befruchtungsvorgang beim *Petromyzon Planeri* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX. 1877).

(78) E. Calberla. Ueb. d. Entwicklung d. Medullarrohres u. d. Chorda dorsalis d. Teleostier u. d. Petromyzonten (*Morpholog. Jahrbuch*, III. 1877).

(79) C. Kupffer u. B. Benecke. *Der Vorgang d. Befruchtung am Ei d. Neunaugen.* Königsberg, 1878.

(80) Aug. Müller. Ueber die Entwicklung d. Neunaugen. (Müller's *Archiv*, 1856).

(81) Aug. Müller. *Beobachtungen üb. d. Befruchtungserscheinungen im Ei d. Neunaugen.* Königsberg. 1864.

(82) W. Müller. Das Urogenitalsystem d. *Amphoxus u.* d. Cyclostomen (*Jenaische Zeitschrift*, IX. 1875).

(83) Ph. Owsjannikoff. Die Entwick. von d. Flussneunaugen. Vorläuf. Mittheilung. (*Mélanges biologiques tirés du Bulletin de l'Acad. imp. Saint-Pétersbourg*, VII. 1870.)

(84) Ph. Owsjannikoff. *Sur le développement du Petromyzon fluviatilis* (en russe).

(85) Anton. Schneider. *Beiträge z. vergleich. Anat. u. Entwickl. d. Wirbelthiere.* Berlin, 1879.

(86) M. S Schultze. Die Entwickl. v. *Petromyzon Planeri.* Gekronte Preisschrift. Haarlem, 1856.

(87) W. B. Scott. Vorläufige Mittheilung üb. d. Entwicklungsgeschichte d. Petromyzonten (*Zoologischer Anzeiger*, III Jahrg. 1880).

CHAPITRE VI

GANOIDES (1)

Ce n'est que depuis une époque toute récente que des observations ont été faites sur l'embryologie de ce groupe de Poissons hétérogène, mais primitif. Il reste encore beaucoup à faire, mais nous connaissons maintenant les principaux traits du développement de l'Esturgeon et du Lépidostée qui sont des représentants des deux grandes subdivisions du groupe des Ganoïdes. L'un et l'autre ont une segmentation complète, mais le Lépidostée présente dans son développement quelques caractères qui le rapprochent d'une manière frappante des Téléostéens. J'ai placé à la fin du chapitre quelques remarques sur les affinités indiquées par l'embryologie.

ESTURGEON (2).

L'œuf nouvellement pondu a un diamètre de 2 millimètres et est enveloppé d'une coque à deux couches recouverte par une couche de cellules dérivées du follicule (3). La segmentation, quoique totale, se rapproche du type mésoblastique plus que la segmentation de l'œuf de la Grenouille. Le premier sillon apparaît au pôle formatif où était

(1) I. Sélachoïdes { Acipensérides. Polyodontides.
II. Téléostoïdes. { Polyptérides. Amiides. Lépidostéides.

(2) Notre connaissance du développement de l'Esturgeon est surtout fondée sur les précieuses observations de Salensky. Son mémoire complet est malheureusement écrit en russe (*) et j'ai été obligé de me contenter de l'extrait (n° 90), et de ce qu'a pu me fournir l'observation des planches. Le professeur Salensky a eu l'obligeance de me fournir quelques embryons, et j'ai pu ainsi étudier jusqu'à un certain point le sujet moi-même. Cela est le cas particulièrement pour les stades postérieurs à l'éclosion. Les embryons des stades antérieurs n'étaient pas suffisamment bien conservés pour me permettre d'observer autre chose que les caractères extérieurs et quelques points relatifs à la formation des feuillets.

(3) D'après Kowalevsky, Wagner et Owsjannikoff (n° 89), il y a à l'un des pôles de la membrane interne sept orifices dont six forment un cercle autour du septième. D'après Salensky, ils varieraient en nombre de cinq à treize.

(*) La première partie de ce mémoire a, depuis la publication de l'édition anglaise, été traduite en français (*Archives de Biologie*, II, 1881). (*Trad.*).

située la vésicule germinative. Les premières phases de la segmentation sont semblables à celles des œufs mésoblastiques en ce que les sillons ne pénètrent dans l'œuf qu'à une certaine profondeur. Huit sillons verticaux apparaissent avant le premier sillon équatorial qui est un peu irrégulier et situé près du pôle formatif.

Dans les stades ultérieurs, les sillons verticaux s'étendent sur l'œuf tout entier et il apparaît une cavité de segmentation entre les petites et les grosses sphères. La segmentation est ainsi, d'une manière générale, semblable à celle de la Grenouille dont elle diffère en ce qu'il y a une plus grande différence de volume entre les petits et les gros segments.

Dans les derniers stades de la segmentation, les cellules deviennent nettement divisées en deux couches. Une couche de petites cellules située au pôle formatif constitue l'épiblaste ; les cellules qui le composent sont divisées, comme chez les Téléostéens, en une lame épidermique superficielle et une lame nerveuse plus profonde. Le reste des cellules constitue l'hypoblaste primitif (l'hypoblaste et le mésoblaste définitifs), elles forment une grosse masse de cellules vitellines au pôle inférieur et s'étendent aussi sur le toit de la cavité de segmentation à la face interne de l'épiblaste.

Il se produit ensuite un processus d'invagination asymétrique qui est dans ses traits essentiels exactement semblable à celui de la Grenouille

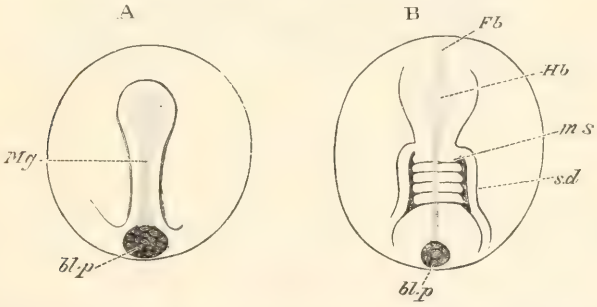


Fig. 57. — Embryons d'Esturgeon vus par la face dorsale (d'après Salensky) (*).

ou de la Lamproie, et je renverrai le lecteur pour les détails du processus au chapitre des Amphibiens. Le bord de la calotte épiblastique forme une ligne équatoriale. Dans la plus grande partie de l'étendue de cette ligne, les cellules épiblastiques s'étendent au-dessus de l'hypoblaste comme dans une gastrula épibolique, mais sur un petit arc, elles s'infléchissent. Au bord infléchi, il se produit sous l'épiblaste une invagi-

(*) A, stade avant l'apparition des somites mésoblastiques.
B, stade à cinq somites.
Mg, gouttière médullaire. — *bl.p*, blastopore. — *s.d*, canal segmentaire. — *Fb*, cerveau antérieur. — *Hb*, cerveau moyen. — *m.s*, somite mésoblastique.

nation de cellules dirigée vers la cavité de segmentation qui donne naissance à la paroi dorsale du mésentéron et à la partie principale du mésoblaste dorsal. La fente située au-dessous de la couche invaginée se dilate graduellement pour former la cavité digestive dont la paroi ventrale est d'abord constituée par les cellules vitellines. L'épiblaste sur la ligne des cellules invaginées s'épaissit bientôt et forme une plaque médullaire qui n'est pas bien distincte sur les vues de face. L'extrémité céphalique de cette plaque qui est la plus éloignée du bord se dilate, et la plaque médullaire prend alors une forme de spatule (fig. 57 A, *Mg*).

Par l'extension continue de l'épiblaste, la partie non recouverte de l'hypoblaste s'est réduite à un petit pore circulaire, le blastopore, et sur les vues de face de l'embryon, a la forme représentée dans la figure 57 A, *bl.p*. L'invagination du mésentéron s'est pendant ce temps beaucoup étendue vers l'extrémité antérieure et la cavité de segmentation s'est oblitérée. La lèvre du blastopore s'est en outre infléchie dans toute sa circonférence.

Les cellules invaginées qui forment la paroi dorsale du mésentéron se divisent bientôt en un épithélium hypoblastique pigmenté tapis-

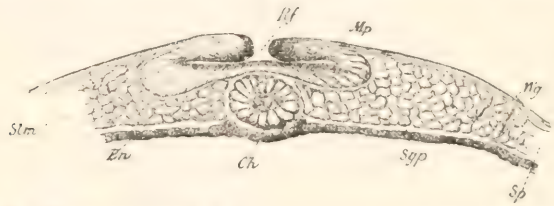


Fig. 58. — Coupe transversale de la partie antérieure d'un embryon d'Esturgeon (d'après Salensky) (*).

sant la cavité du mésentéron (fig. 58, *en*) et une couche mésoblastique (*Sgp*) située entre l'épiblaste et l'hypoblaste. Le mésoblaste est divisé en deux plaques entre lesquelles est placée la notochorde (*Ch*) (1).

Avec l'achèvement de la plaque médullaire et des feuillets germinatifs, la première période embryonnaire peut être considérée comme terminée. La seconde période finit à l'éclosion de l'embryon. C'est pendant cette période que les rudiments du plus grand nombre des organes de l'embryon font leur apparition. La forme générale de l'embryon pendant cette période est montrée par les figures 57 B et 59 A et B.

(1) Salensky croit que la notochorde dérive du mésoblaste. Je n'ai pas d'observations satisfaisantes sur ce point.

(*) *Rf*, gouttière médullaire. — *Mp*, plaque médullaire. — *Wg*, canal segmentaire. — *Ch*, notochorde. — *En*, hypoblaste. — *Sgp*, somite mésoblastique. — *Sp*, portion pariétale de la plaque mésoblastique.

Un des premiers changements qui se produisent est la conversion de la plaque médullaire en le canal médullaire. Ce phénomène a lieu, comme le montre la figure 58 de la manière ordinaire chez les Vertébrés par l'établissement d'une gouttière médullaire qui se transforme ensuite en un canal clos par le repliement de ces côtés.

L'espace où le vitellus est à nu dans l'aire blastoporique se ferme bientôt et avec la formation du canal médullaire le canal neurentérique ordinaire se constitue.

Les phénomènes ultérieurs sont, d'une manière générale, semblables à ceux des autres Ichthyopsidiens, mais, comme le montre la figure 59, l'apparence de l'embryon est assez étrange sous certains rapports. Cela est dû surtout au fait que l'embryon ne s'isole pas du vitellus de la manière ordinaire chez les Vertébrés, et, comme on le verra dans la suite, les relations du vitellus et de l'embryon diffèrent de ce qui est connu chez tout autre Vertébré. L'apparence de l'embryon est à peu près celle d'un embryon ordinaire qui serait ouvert sur la face ventrale et aplati. Des organes qui appartiennent en réalité au côté ventral font leur apparition sur les parties latérales de la face dorsale. La grande

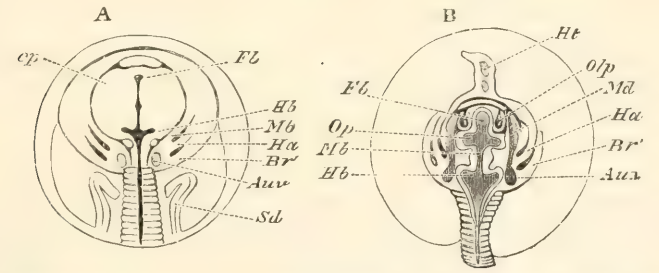


Fig 59. — Embryons d'Esturgeon à deux stades différents vus par la face dorsale (d'après Salensky) (*)

extension du vitellus en avant fait que le cœur (fig. 59, B) paraît être placé directement en avant de la tête.

La portion céphalique du système nerveux se différencie, même avant la formation du canal médullaire. Cette partie, après la fermeture de la gouttière médullaire se divise en deux (fig. 57 B), puis en trois lobes, le cerveau antérieur, moyen et postérieur (fig. 59 A et B). Les vésicules optiques se détachent bientôt des parties latérales du cerveau antérieur d'abord indivis (fig. 59 B, *Op*) et dans le cerveau postérieur, une dilatation apparaît de la manière ordinaire pour former le quatrième ventricule.

L'épiblaste des côtés du cerveau constitue une formation plus ou

(*) *Fb*, cerveau antérieur. — *Mb*, cerveau moyen. — *Hb*, cerveau postérieur. — *Cp*, plaque céphalique. — *Op*, vésicule optique. — *Auv*, vésicule auditive. — *Olp*, fossette olfactive. — *Ht*, cœur. — *Md*, arc mandibulaire. — *Ha*, arc hyoïdien. — *Br'*, premier arc branchial. — *Sd*, canal segmentaire.

moins bien définie, qui peut être appelée la plaque céphalique (fig. 59 A, *cp*). C'est aux dépens de cette plaque que se forment les parties essentielles des organes des sens spéciaux. En avant les fossettes olfactives apparaissent (fig. 59 B) comme des invaginations des deux lames de l'épiblaste. Le cristallin de l'œil se forme par une invagination de la lame nerveuse seulement, et vis-à-vis du cerveau postérieur le sac auditif (fig. 59 A et B, *Aur*) se forme de la même manière aux dépens de la lame nerveuse de l'épiblaste. Les arcs viscéraux font leur apparition sur les côtés de la plaque céphalique et les figures 59 A et B montrent l'arc mandibulaire (*Md*), l'arc hyoïdien (*Ha*) et le premier arc branchial (*Br'*) avec les fentes hyomandibulaire (évent) et hyobranchiale entre eux. Ils constituent des cercles concentriques autour de la plaque céphalique, leur forme étant due à la forme aplatie de l'embryon.

Pendant que ces organes se constituent dans la tête, le tronc est aussi le siège de changements considérables. Les plaques mésoblastiques à l'union de la tête et du tronc se segmentent de très bonne heure, les segments se formant d'avant en arrière (fig. 57 B). Avec leur formation le tronc s'accroît rapidement en longueur. A leur bord externe le canal segmentaire (fig. 57 B et 59 A, *Sd*) se constitue de très bonne heure. Il se forme, de même que chez les Élasmobranches, comme une expansion solide du mésoblaste (fig. 58 *Wg*), mais son extrémité antérieure se transforme en un pronéphros (fig. 64, *pr. n*).

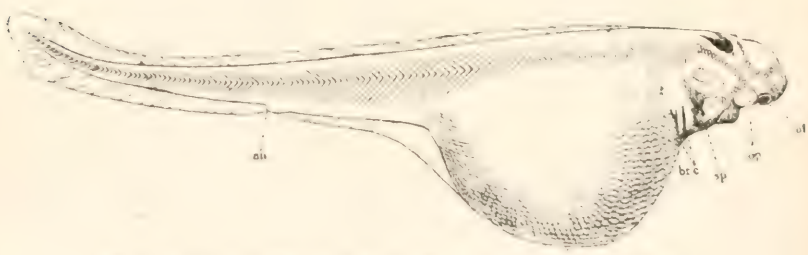


Fig. 60. — Larve d'Esturgeon de 7 millimètres, peu après l'éclosion (*).

Avant l'éclosion, l'embryon s'est dans une faible proportion isolé du vitellus tant en avant qu'en arrière et est ainsi devenu jusqu'à un certain point comprimé verticalement. Par suite de ces changements la forme générale du corps ressemble davantage à celle d'un embryon de Téléostéen ordinaire.

Les figures 60, 61 et 62 montrent les traits généraux de la larve après l'éclosion. La figure 60 représente une larve d'environ 7 millimètres; la

(*) *ol*, fossette olfactive. — *op*, vésicule optique. — *sp*, évent. — *br.c*, fentes branchiales. — *an*, anus.

figure 61 une vue de profil et la figure 62 une vue par la face ventrale de la tête d'une larve d'environ 11 millimètres.

Il y a dans la forme générale du corps quelques points qui doivent appeler l'attention d'une manière spéciale. Dans la plus jeune larve figurée, la partie ventrale de la fente hyo-mandibulaire est déjà fermée, la partie dorsale de la fente est destinée à former l'évent (*sp*). L'arc qui la limite en arrière est l'hyoïde, son bord postérieur porte une expansion membraneuse qui se développera en l'opercule. Dans les larves plus âgées, une branchie très rudimentaire paraît se développer sur la paroi antérieure de la fente spiraculaire (Parker), mais je n'ai pas réussi à m'assurer de sa présence, et des rangées de papilles branchiales apparaissent sur l'arc hyoïdien et les véritables arcs branchiaux (fig. 62 et 63, *g*). Les papilles disposées en deux séries des véritables arcs branchiaux sont d'une longueur considérable et ne sont pas d'abord recouvertes par l'opercule, mais elles ne forment pas des branchies externes filiformes semblables à celles des Élasmobranches.

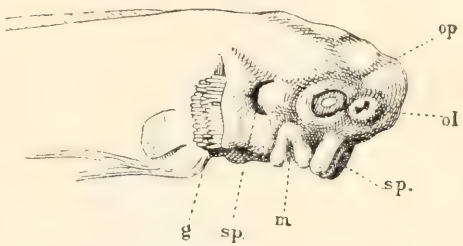


Fig. 61. — Vue de profil d'une larve d'Esturgeon de 11 millimètres (*).

La cavité buccale est placée sur le côté ventral de la tête ; elle a d'abord une forme plus ou moins rhomboïdale. Bientôt cependant elle se rétrécit (fig. 62) en une fente à lèvres saillantes et enfin forme la bouche adaptée à la succion de l'adulte. Le point le plus remarquable dans ce qui a trait à la bouche est le développement de dents provisoires (fig. 62) sur les deux mâchoires.

Ces dents ont été découvertes pour la première fois par Knock (n° 88). Elles ne paraissent pas être calcifiées et pourraient être considérées comme de même nature que les dents cornées de la Lamproie. Elles se développent cependant comme de véritables dents entre une papille de tissu sous-épidermique et une calotte épidermique. La substance dont elles sont formées correspond morphologiquement à l'émail des dents ordinaires. En s'accroissant elles percent l'épiderme et forment des organes spiniformes creux avec un axe central rempli de cellules sous-épidermiques (mésoblastiques). Elles disparaissent après le troisième mois de la vie larvaire.

En avant de la bouche se développent deux paires de papilles qui paraissent être de la même nature que les papilles du disque adhésif de

(*) *op*, œil. — *ol*, fossette olfactive. — *st*, prolongements adhésifs ?). — *m*, bouche. — *sp*, évent. — *g*, branchies.

l'embryon du Lépidostée (voy. p. 109). Elles sont très courtes dans l'embryon représenté dans la figure ; elles s'allongent cependant bientôt (fig. 61 et 62, *st*) et il est probable qu'elles deviennent les barbillons puisqu'elles occupent une position identique (1).

Fig. 62. — Vue par la face ventrale d'une larve d'Esturgeon de 11 millimètres (*).

Les orifices des fossettes nasales sont d'abord simples, mais l'orifice de chaque côté se divise graduellement en deux par le développement d'une protubérance du côté externe (fig. 61, *ol*). Il est probable que cette protubérance est équivalente au repli du prolongement maxillaire supérieur des Amniotes qui par son accroissement forme le toit de la gouttière qui originellement conduit des narines externes aux narines internes ; de sorte que les deux orifices de chaque sac nasal, ainsi constitué chez ces Poissons et d'autres

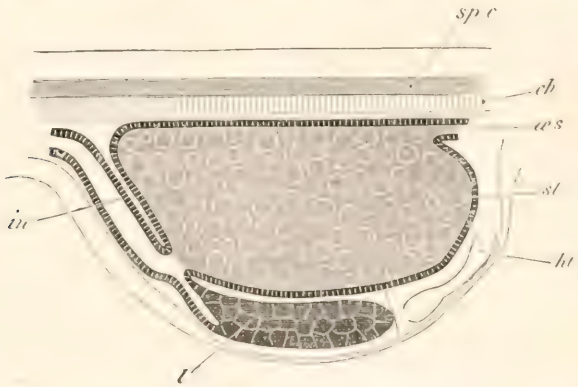


Fig. 63. — Coupe longitudinale diagrammatique de la portion antérieure du tronc d'une larve d'Esturgeon pour montrer la portion occupée par le vitellus (**).

encore, correspondent aux narines externes et internes des Vertébrés supérieurs.

A l'époque de l'éclosion, il y a une nageoire dorso-ventrale continue qui, par l'atrophie de certaines parties, l'hypertrophie d'autres parties,

(1) Si ces identifications sont exactes, les barbillons des Poissons doivent être dérivés phylogénétiquement des papilles d'un disque adhésif voisin de la bouche.

(*) *m*, bouche. — *st*, prolongements adhésifs (?). — *op*, œil. — *g*, branchies.

(**) *in*, intestin. — *st*, estomac rempli de vitellus. — *œs*, œsophage. — *l*, foie. — *ht*, cœur. — *ch*, notochorde. — *sp c*, cordon medullaire.

donne naissance à toutes les nageoires impaires de l'adulte excepté la première dorsale et la nageoire abdominale. La portion caudale de la nageoire est d'abord symétrique, et la queue hétérocerque est produite par l'accroissement spécial de la portion ventrale de la nageoire.

Parmi les caractères internes du développement de l'Esturgeon, les plus importants concernent les relations du vitellus et du tube digestif. Dans la plupart des Vertébrés, les cellules vitellines constituent une protubérance de la partie du tube digestif située immédiatement en arrière du duodénum. Le vitellus peut, ou comme chez la Lamproie et la Grenouille, former un simple épaississement de la paroi digestive dans cette région, ou bien constituer un sac bien développé, comme chez les Élasmobranches et les Amniotes. Dans l'un et l'autre cas, le foie est situé en avant du vitellus. Chez l'Esturgeon au contraire le vitellus est situé presque entièrement en avant du foie, et l'Esturgeon paraît présenter encore un caractère particulier en ce que le vitellus, au lieu de constituer un appendice du tube digestif, est complètement enfermé dans une portion dilatée de l'espace qui va devenir l'estomac (fig. 63 et 64). Il dilate cette portion à un tel point que l'on pourrait supposer qu'elle forme un véritable sac vitellin externe. Dans les stades qui précèdent l'éclosion, l'hypoblaste glandulaire qui s'est formé sur le côté dorsal du mésentéron primitif, enveloppe les cellules vitellines qui se fusionnent en une masse vitelline et perdent toute trace de leur structure cellulaire originelle.

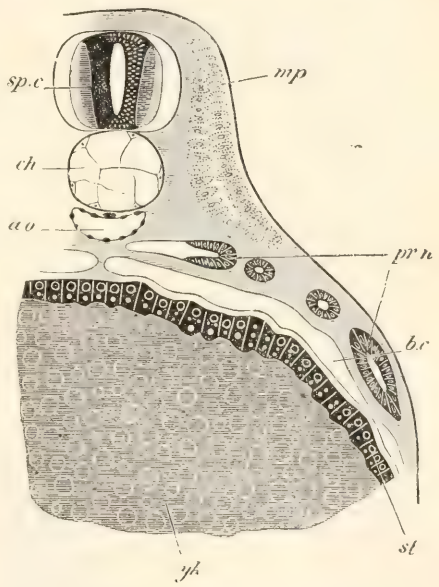


Fig. 64. — Coupe transversale de la région de l'estomac d'une larve d'Esturgeon de 5 millimètres de long (*).

L'aplatissement particulier de l'embryon au-dessus du vitellus (V. p. 99) est sans doute en rapport avec le mode spécial, suivant lequel le vitellus est enveloppé par l'hypoblaste.

Lorsque la partie postérieure du tronc, contenant l'intestin, se forme, le vitellus est peu à peu limité à la partie antérieure de la cavité digestive qui, comme on l'a vu plus haut, devient l'estomac. Les cellules épithéliales de

(*) *st*, épithélium de l'estomac. — *yk*, vitellus. — *ch*, notochorde sous laquelle est une tige subnotochordale. — *pr.n*, pronéphros. — *ao*, aorte. — *mp*, plaque musculaire formée de grosses cellules dont les parties externes sont différenciées en fibres contractiles. — *sp.c*, cordon spinal. — *bc*, cavité générale.

l'estomac, aussi bien que celles de l'intestin, sont énormément gorgées de vitellus nutritif (fig. 64, *st*). Le foie se forme en arrière de l'estomac. La veine sous-intestinale qui ramène le sang au foie, paraît avoir le même cours que chez les Téléostéens, en ce que le sang, après avoir passé par le foie, est distribué aux parois de l'estomac et réuni de nouveau dans un tronc veineux qui débouche dans le sinus veineux. Pendant que le vitellus est résorbé, le foie s'étend en avant au dessous de l'estomac jusqu'à venir en contact avec le cœur. Les rapports des parties à ce stade sont représentés diagrammaticalement dans la figure 63. Au commencement de l'intestin, il apparaît chez la larve d'environ 14 millimètres un grand nombre de diverticules qui sont destinés à former l'organe glandulaire compacte qui s'ouvre en ce point chez l'adulte. A ce stade, il y a aussi un pancréas bien développé ouvert dans le duodénum au même niveau que le foie.

Il n'existait aucune trace de la vessie natatoire au stade dont il est question.

La valvule spirale est formée, comme chez les Élasmobranches, par un simple repli de la paroi de l'intestin.

Il y a une tige subnotochordale bien développée (fig. 64) qui, d'après Salensky, devient le ligament subvertébral de l'adulte, opinion qui confirme une hypothèse émise antérieurement par Bridge. Le pronéphros ressemble d'une manière générale à celui des Téléostéens (fig. 64), l'extrémité antérieure du mésonéphros qui ne se développe que beaucoup plus tard que le pronéphros, est placée un peu en arrière de lui. Dans ma larve la plus âgée (14 millimètres), le mésonéphros ne s'étendait pas dans la portion postérieure de la cavité abdominale.

(88) Knoch. Die Beschr. d. Reise z. Wolga Behufs d. Sterlettbefruchtung *Bull. Soc. nat.* Moscou, 1871).

(89) A. Kowalevsky. Ph. Owsjannikoff, et N. Wagner. Die Entwick. d. Störe. Vorläuf. Mittheilung. *Mélanges Biologiques tirés du Bulletin d. l'Acad. Imp. Saint-Pétersbourg*, III. 1870).

(90) W. Salensky. Développement du Sterlet (*Acipenser ruthenus*) 2e Parties. *Mémoires de la Société des Naturalistes de l'Université impériale de Kasan.* 1878 et 79 (en russe). 1re Partie, extrait dans Hoffmann et Schwalbe's *Jahresbericht* pour 1878. Trad. franç. (*Archiv. de biol.*, II, 1881).

(91) W. Salensky. Zur Embryologie d. Ganoiden (Acipenser). (*Zoologischer Anzeiger*, I, nos 11, 12, 13.)

LÉPIDOSTÉE (1).

Les œufs du Lépidostée sont des corps sphériques d'environ 3mm de diamètre; ils sont enveloppés d'une double membrane épaisse composée d'une couche externe de corps un peu pyriformes à disposition

(1) Alexandre Agassiz a été assez heureux pour pouvoir se procurer et élever une ponte d'œufs de cette forme intéressante. Il a donné une description suffisante des caractères extérieurs des stades post-embryonnaires et a libéralement mis à la disposition du professeur W. K. Parker et à la mienne les matériaux qu'il avait conservés des stades antérieurs ou postérieurs à la fécondation. L'exposé des stades antérieurs à l'éclosion est le résultat des recherches faites par le fils du professeur Parker, M. W. N. Parker et moi-même sur les matériaux que nous a fournis Agassiz. Ces matériaux n'étaient pas dans un état de conservation très satisfaisant, mais je pense que nos résultats ne sont pas cependant sans quelque intérêt.

radiale, qui paraissent être les restes des cellules folliculaires, et d'une zona radiata interne dont la partie extérieure est striée radialement, tandis que la portion interne est homogène.

La segmentation, comme chez l'Esturgeon, est complète, mais se rapproche beaucoup du type mésoblastique. Elle commence au pôle animal par un sillon qui s'étend à peu près à un cinquième de la circonférence; avant qu'il ait fait plus de chemin, un nouveau sillon se forme à angles droits avec lui. Les stades suivants n'ont pas été observés, mais au troisième jour après la fécondation (fig. 65), le pôle animal est complètement divisé en petits segments qui forment un disque semblable au blastoderme des œufs méroblastiques, tandis que le pôle végétatif qui plus tard forme un vaste sac vitellin, est divisé par quelques sillons verticaux dont quatre se rencontrent presque au pôle opposé au blastoderme. La plupart des sillons verticaux ne s'étendent qu'à une faible distance du bord des petites sphères et sont en partie interrompus par des sillons équatoriaux imparfaits.

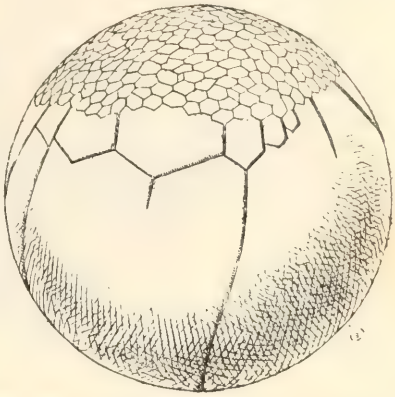


Fig. 65. — Vue de face d'un œuf de Lépidostée débarrassé de ses membranes au troisième jour après la fécondation.

Les stades qui suivent immédiatement la segmentation sont encore inconnus, et au premier stade observé d'une manière satisfaisante, au cinquième jour après la fécondation, le corps de l'embryon est distinctement différencié. Le pôle inférieur de l'œuf est formé d'une masse dans laquelle on ne peut découvrir aucune trace de segments ou de sillons de segmentation.

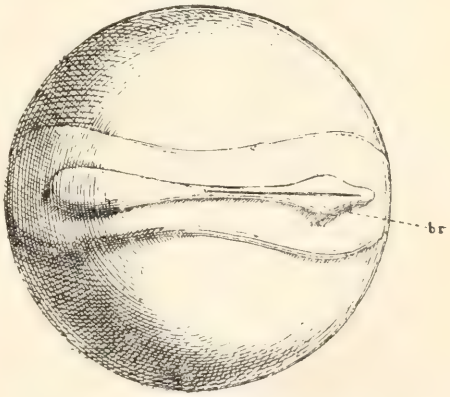


Fig. 66. — Vue de face d'un embryon de Lépidostée au cinquième jour après la fécondation (*).

L'embryon (fig. 66) a une forme de grelot et est composé d'une aire externe ressemblant un peu à l'aire pellucide d'un embryon

(*) *br*, extrémité dilatée de la plaque médullaire qui forme le rudiment de l'encéphale.

d'Oiseau, formant la partie latérale du corps et d'une portion centrale consistant en les plaques vertébrales et la plaque médullaire. La plaque médullaire est dilatée en avant pour former l'encéphale (*br*). Deux épaississements latéraux du cerveau sont l'origine des vésicules optiques. L'extrémité caudale de l'embryon est un peu renflée.

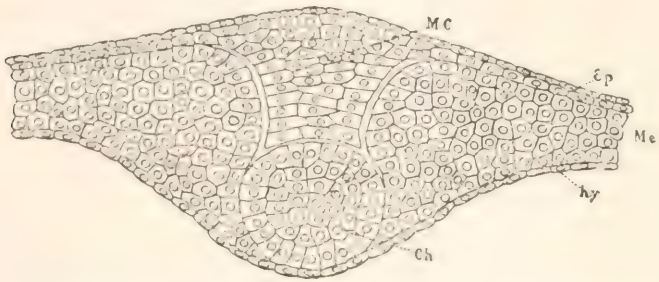


Fig. 67. — Coupe d'un embryon de Lépidostée au cinquième jour après la fécondation *).

Les coupes de ce stade (fig. 67) sont intéressantes, en ce qu'elles montrent une ressemblance remarquable entre le Lépidostée et les Téléostéens.

Les trois feuillets sont complètement constitués. L'épiblaste (*ep*) est formé d'une lame nerveuse interne épaisse et d'une lame épidermique externe aplatie. Sur la ligne axiale, la lame nerveuse présente un épaississement en forme de carène saillant vers l'hypoblaste. Cet épaississement (*MC*) est le cordon médullaire et rien n'indique que la lame épidermique à ce stade ou à aucun autre stade subséquent prenne part à sa formation (voy. le chapitre des Téléostéens). Dans la région de l'encéphale, le cordon médullaire est si épais que, comme chez les Téléostéens, il détermine une projection du corps de l'embryon tout entier vers le vitellus. En arrière il est moins épais. Le mésoblaste (*Me*) du tronc a la forme de deux plaques qui s'amincissent sur les côtés. L'hypoblaste (*hy*) est une simple couche de cellules et n'est nulle part replié en dedans, pour former un tube alimentaire clos. L'hypoblaste est séparé du cordon neural par la notochorde (*ch*), qui dans la plus grande partie de l'embryon est une formation indépendante.

Dans la région de la queue, la partie axiale de l'hypoblaste, la notochorde et le cordon neural se confondent, le produit de leur fusion est l'homologue du canal neurentérique des autres types. Tout à l'extrémité postérieure de l'embryon, les plaques mésoblastiques cessent de pouvoir se séparer des formations axiales intermédiaires.

A un stade un peu plus avancé, l'embryon est beaucoup plus

*) *Mc*, cordon médullaire. — *Ep*, epiblaste. — *Me*, mesoblaste. — *hy*, hypoblaste. — *Ch*, notochorde.

allongé, embrassant la moitié de la circonférence de l'œuf. L'encéphale est divisé en trois vésicules distinctes.

En avant le cordon neural est maintenant séparé de l'épiderme toute la lame nerveuse épaissie de l'épiblaste paraît rester unie au cordon cérébro-spinal, de sorte que ce dernier organe est recouvert du côté dorsal par la lame épidermique de l'épiblaste seulement. La lame nerveuse des deux côtés s'étend cependant bientôt vers la ligne axiale.

Là où le cordon neural est séparé de l'épiderme, il présente déjà une lumière bien développée ; en arrière, il reste à son état primitif.

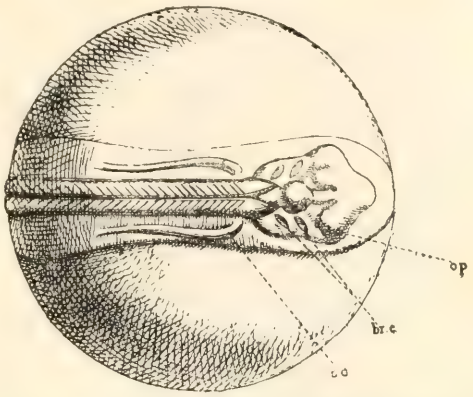


Fig. 68. — Embryon de Lépidostée au sixième jour après la fécondation (*).

Dans la région du cerveau postérieur, il existe des traces des vésicules auditives sous la forme d'épaississements, un peu enfoncés de la lame nerveuse de l'épiblaste.

Le mésoblaste du tronc est divisé en avant, en lames splanchnique et somatique.

Au stade suivant, le sixième jour après la fécondation (fig. 68), il s'est fait un grand progrès dans le développement. L'embryon est beaucoup plus long et un grand nombre de somites mésoblastiques sont visibles. Le corps est maintenant comprimé latéralement et soulevé au-dessus du vitellus.

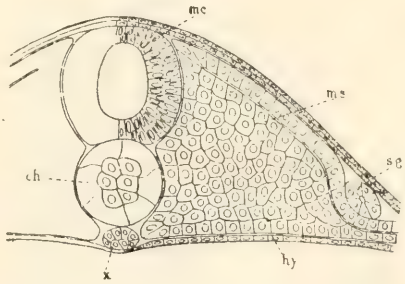


Fig. 69. — Coupe du tronc d'un embryon de Lépidostée au sixième jour après la fécondation (**).

La région de la tête est plus distincte et sur les côtés on voit deux bandes (*br.c*) qui, par comparaison avec l'Esturgeon, paraissent être les deux premières fentes viscérales (1), elles ne sont pas encore perforées. Dans les régions latérales du tronc, les deux canaux segmen-

(1) Je n'ai pu jusqu'ici retrouver ces formations sur des coupes.

(*) *op*, vésicules optiques. — *br.c*, fentes branchiales (?). — *sd*, canal segmentaire. — NB. Les fentes branchiales et le canal segmentaire sont un peu trop proéminents.

(**) *mc*, cordon médullaire. — *ms*, mésoblaste. — *sg*, canal segmentaire. — *ch*, notochorde. — *t*, tige subnotochordale. — *hy*, hypoblaste.

taires sont visibles dans les vues de face (fig. 66, *sd*), occupant la même situation que chez l'Esturgeon. Leur position en coupe est montrée dans la figure 69, *sg*.

Quant aux caractères du développement visibles sur des coupes, quelques points méritent d'appeler l'attention.

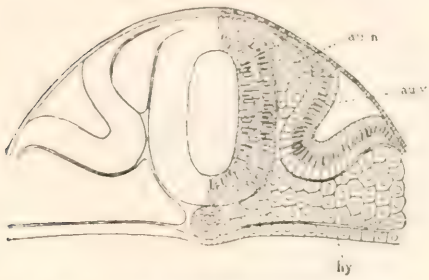


Fig. 70. — Coupe de la tête d'un embryon de Lepidostée au sixième jour après la fécondation (*).

Les vésicules optiques sont des prolongements saillants du cerveau, mais sont encore solides, quoique la vésicule cérébrale antérieure ait une cavité bien développée. Les vésicules auditives sont maintenant des fossettes profondes de la lame nerveuse de l'épiblaste dont les orifices sont recouverts par la lame épidermique. La figure 70 (*au. v.*) les montre à un stade un peu plus avancé.

Il existe alors une tige subnotochordale qui dérive, comme chez les autres types, d'un épaississement de l'hypoblaste (fig. 69, *x*).

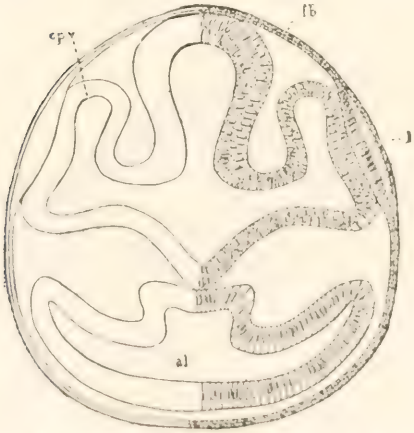


Fig. 71. — Coupe de la partie antérieure de la tête d'un embryon de Lépidostée au septième jour après la fécondation (**).

Dans un embryon du septième jour après la fécondation, les caractères du stade précédent sont en général plus prononcés.

Les vésicules optiques présentent alors une lumière (fig. 71) et se sont rapprochées de l'épiderme. Près d'elles, est apparu un épaississement de la *lame nerveuse* de l'épiderme qui formera le cristallin. L'extrémité céphalique du canal segmentaire qui, comme le montre la fig. 68, est recourbée en dedans vers la ligne médiane, est maintenant un peu convolutée et forme le rudiment d'un pronéphros.

Pendant les quelques jours qui suivent, l'embryon commence à se séparer du vitellus par des replis et continue jusqu'à ce qu'il ait la forme représentée dans la figure 72.

* *au. v.*, vésicule auditive. — *au. n.* nerf auditif. — *ch.* notochorde. — *hy.* hypoblaste.
** *al.* cavité digestive. — *b.* thalamencéphale. — *op. v.* vésicule optique. — *l.* cristallin.
Le mésoblaste n'est pas représenté.

La tête et la queue sont l'une et l'autre dégagées du vitellus, et l'embryon ressemble d'une manière générale à celui des Téléostéens.

A la face ventrale de la partie antérieure de la tête, il porte un disque orné d'une série de proéminences constituées par des épaississements de l'épiblaste. Comme l'a montré Agassiz, ces saillies finissent par devenir de courtes papilles adhésives (1). Immédiatement en arrière de ce disque est placée une étroite dépression que forme le rudiment de la bouche.

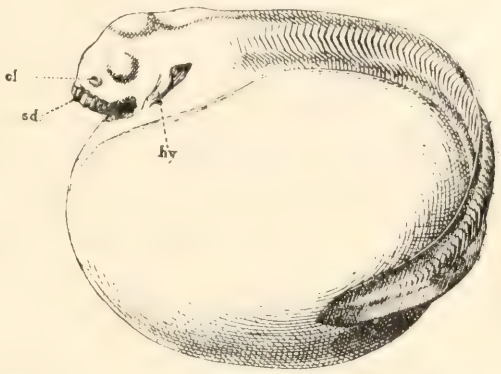


Fig. 72. — Embryon de Lépidostée peu avant l'éclosion (*).

Les fossettes olfactives sont maintenant développées et situées près de l'extrémité antérieure de la tête.

Le développement des fentes et des arcs viscéraux a fait de grands progrès. La région buccale est limitée en arrière par un arc mandibulaire bien marqué, qui est séparé par une dépression peu profonde, d'un arc hyoïdien plus saillant encore (fig. 72, *hy*). Entre les arcs hyoïdien et mandibulaire, une double lamelle d'hypoblaste qui représente la fente hyo-mandibulaire, se continue du pharynx au tégument externe, mais, à ce stade du moins, ne présente pas de perforation.

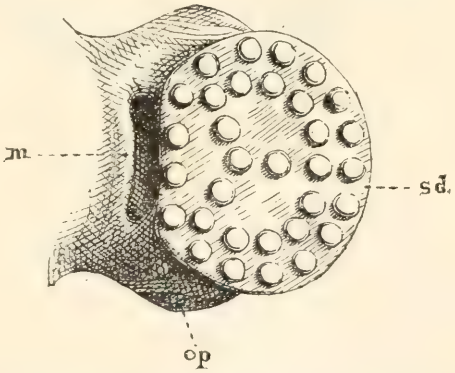


Fig. 73. — Vue par la face ventrale de la tête d'un embryon de Lépidostée peu avant l'éclosion pour montrer le grand disque adhésif (**).

L'arc hyoïdien se prolonge en arrière en un vaste repli operculaire qui dépasse beaucoup les fentes branchiales. La fente hyo-branchiale est largement ouverte.

En arrière de la fente hyo-branchiale, sont de chaque côté quatre

(1) Ces papilles sont très probablement des formations sensorielles, mais je n'ai pas encore étudié leurs caractères histologiques.

(*) *ol*, fossette olfactive. — *sd*, disque adhésif. — *hy*, arc hyoïdien.
(**) *m*, bouche. — *op*, œil. — *sd*, disque adhésif.

diverticules du pharynx, non encore ouverts à l'extérieur. Ce sont les rudiments des quatre fentes branchiales de l'adulte.

Le tronc a la forme comprimée ordinaire chez les Poissons, et il y a une nageoire dorsale bien développée, continue autour de l'extrémité de la queue avec une nageoire ventrale. Il n'y a pas de trace des nageoires paires.

Les portions antérieure et postérieure du tube digestif sont fermées, mais la région moyenne est encore ouverte au vitellus. La circulation est maintenant complètement établie et les vaisseaux présentent la disposition ordinaire chez les Vertébrés. Il y a une grande veine sous-intestinale.

Le premier des embryons d'Agassiz était éclos depuis environ dix jours. Le jeune Poisson aussitôt éclos se sert de son disque pour se fixer aux parois du vase dans lequel il est placé.

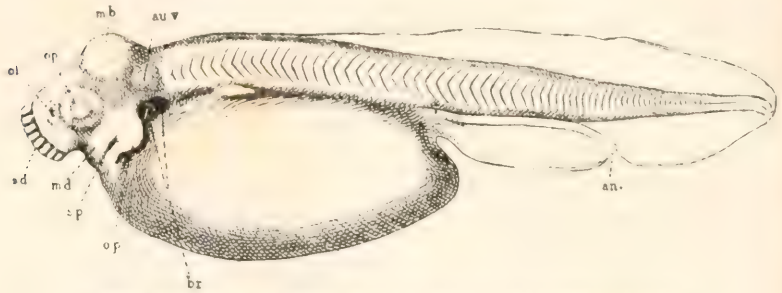


Fig. 74. — Larve de Lépidostée peu après l'éclosion (d'après Parker) (*).

La figure 70 montre la forme générale du Lépidostée peu après la naissance. A la face ventrale de la partie antérieure de la tête est placé le grand disque adhésif. Sur le côté de la tête, on voit la fossette olfactive, l'œil et la vésicule auditive, tandis que la vésicule du cerveau moyen est très saillante en avant. En arrière de la bouche viennent les arcs viscéraux. L'arc mandibulaire (*md*) borde la bouche en arrière et est séparé par une gouttière profonde de l'arc hyoïdien (*hy*). Cette gouttière se rapporte à la fente hyo-mandibulaire, mais je n'ai pas constaté qu'elle soit alors perforée. Le bord postérieur de l'arc hyoïdien se prolonge en un repli operculaire. En arrière de l'arc hyoïdien, on voit les véritables arcs branchiaux.

La nageoire dorso-ventrale continue persiste; mais il n'y est pas encore développé de rayons, et les nageoires paires antérieures sont formées.

(*) *ol*, fossette olfactive. — *op*, vésicule optique. — *au.v*, vésicule auditive. — *mb*, cerveau moyen. — *sd*, disque adhésif. — *md*, arc mandibulaire. — *hy*, arc hyoïdien avec l'opercule. — *br*, arcs branchiaux. — *an*, anus.

Le sac vitellin est très grand, mais sa communication avec le tube digestif est limitée à un canal vitellin étroit, qui s'ouvre dans le commencement de l'intestin *immédiatement en arrière* du canal du foie, qui forme maintenant une glande compacte. Le vitellus du Lépidostée se comporte ainsi très différemment de celui de l'Esturgeon. En premier lieu il forme un sac vitellin externe au lieu d'une dilatation interne d'une partie du tube digestif, et en second lieu, il est situé en arrière et non en avant du foie.

Je n'ai pu trouver aucune trace de pancréas. Il y a cependant, *ouvert sur le côté dorsal du pharynx*, un appendice bien développé qui se continue en arrière au delà du niveau de l'origine de l'intestin. Cet appendice est sans doute la vessie natatoire.

Dans le cours de l'accroissement ultérieur du jeune Lépidostée, le sac vitellin est rapidement résorbé et a à peu près disparu au bout de trois semaines. Un développement considérable de pigment a lieu de bonne heure, et le pigment se dépose particulièrement sur les parties de la nageoire embryonnaire qui se développent en les nageoires permanentes.

La notochorde se recourbe un peu en haut dans la queue, qui par le développement spécial d'un lobe caudal devient extérieurement hétérocerque comme celle de l'Esturgeon. Les nageoires ventrales paires font leur première apparition vers la fin de la troisième semaine et à cette époque l'opercule s'est considérablement étendu et les branchies sont bien développées.

Les modifications les plus remarquables dans les dernières périodes sont celles que subit la bouche.

Les mâchoires supérieure et inférieure s'allongent graduellement jusqu'à former un museau ; à l'extrémité de la mâchoire supérieure est placé le disque adhésif, qui est maintenant considérablement réduit en dimension (fig. 75, *sd*). L'extrémité charnue globulaire de la mâchoire supérieure du Lépidostée adulte est le reste du disque adhésif embryonnaire (Agassiz, n° 92).

Fig. 75. — Tête d'une larve avancée de Lépidostée (d'après Parker) (*).

Les rayons des nageoires se forment comme chez les Téléostéens, et des parties de la nageoire continue s'atrophient graduellement. Le lobe dorsal de la queue embryonnaire est résorbé, comme l'a montré Wilder, exactement de la même manière que chez les Téléostéens, le lobe ventral formant toute la nageoire caudale permanente.

(*) *ol*, orifices de la fossette olfactive. — *sd*, restes du disque adhésif de la larve.

(92) Al. Agassiz. The development of *Lepidosteus* (*Proc. amer. Acad. of Arts and Sciences*, XIII. 1878).

Observations générales sur l'embryologie des Ganoïdes.

Le caractère très hétérogène du groupe des Ganoïdes apparaît nettement tant dans son embryologie que dans son anatomie. Les deux types connus pour la formation du système nerveux central sont représentés dans les deux espèces étudiées et ces deux espèces, quoique ayant l'une et l'autre une segmentation holoblastique, diffèrent cependant par d'autres caractères importants du développement tels que la position du vitellus, etc. L'un et l'autre types montrent des affinités avec les Téléostéens dans le caractère du pronéphros; mais, comme on pouvait le prévoir, le Lépidostée, par l'origine du système nerveux, les relations de l'hypoblaste et d'autres caractères, se rapproche plus des Téléostéens que de l'Esturgeon. Il n'y a pas de caractères amphibiens bien apparents dans le développement de l'un ou l'autre type, si ce n'est une similitude générale dans la segmentation et la formation des feuillets. Dans le jeune du Polyptère on rencontre un caractère amphibien et dipnoïque intéressant dans la présence d'une paire de véritables branchies externes recouvertes par l'épiblaste. Ces branchies sont attachées au bord postérieur de l'opercule et reçoivent leur sang de l'arc artériel hyoïdien (1). Dans le singulier disque adhésif du Lépidostée et dans la formation plus ou moins semblable de l'Esturgeon, ces Poissons conservent, je crois, un organe très primitif des Vertébrés qui a disparu à l'état adulte chez la plupart des Vertébrés; mais il est probable que de nouvelles observations montreront que les Téléostéens et particulièrement les Siluroïdes ne sont pas sans traces d'une formation similaire.

1) Voy. Steindachner, *Polypterus Lapradei*, etc. et Hyrtl, Ueber d. Blutgefasse, etc. (*Sitz. Wiener Akad.*, LX).

CHAPITRE VII

AMPHIBIENS (1)

Les œufs de la plupart des Amphibiens (2) sont pondus dans l'eau. Ce sont de petits corps presque sphériques dont une partie de la surface est colorée en brun ou en noir par une couche superficielle de pigment, tandis que le reste est dépourvu de pigment dans la majorité des Anoures connus (toutes les espèces européennes), et dans un grand nombre d'Urodèles (Amblystome, Axolotl, mais non chez le Triton commun). La région pigmentée est le pôle supérieur de l'œuf et contient la vésicule germinative jusqu'à son atrophie; les granulations vitellines y sont plus petites que dans la région non pigmentée. L'œuf est immédiatement entouré par une membrane vitelline (3) et dans son passage dans l'oviducte s'enveloppe d'un revêtement gélatineux de structure variable.

Chez les Anoures, les œufs sont fécondés à leur sortie de l'oviducte. Dans quelques Urodèles, le mode de fécondation est encore imparfaitement connu. Chez les Salamandres et probablement les Tritons elle est interne (4), mais chez l'*Amblystoma punctatum* (Clark, n° 98), le mâle dépose sa semence dans l'eau. Les œufs sont pondus par les Anoures en masses ou en cordons. Les Tritons les déposent isolément

(1)

I. **Anoures**	Aglosses		*Pipa.*
	Phanéroglosses		*Rana*, *Bufo.*
II. **Urodèles.**	Pérennibranches	Trachystomes	*Menobranchus.*
		Protéides	*Proteus.*
	Caducibranches	Amphiumides	*Amphiuma.*
		Ménopomides	*Menopoma.*
	Myctodères	Amblystomides	*Amblystoma.*
		Salamandrides	*Triton.*
III. **Gymnophiones** *Cœcilia*, *Epicrium.*			

(2) Je dois beaucoup à M. Parker qui a bien voulu me fournir en réponse à mes questions une grande quantité de renseignements précieux sur le développement des Amphibiens.

(3) En dedans de la membrane vitelline, il paraît exister, chez les Anoures au moins, une membrane très délicate intimement appliquée sur le vitellus.

(4) Allen Thomson me fait savoir qu'il a observé le mode de fécondation chez le Triton et que le mâle dépose sa semence dans l'eau près de la femelle. De l'eau les spermatozoïdes semblent passer dans l'orifice génital femelle. Von Siebold a montré qu'il existe chez les Tritons et les Salamandres femelles un réservoir spermatique. Les spermatozoïdes dans ce réservoir conservent longtemps (trois mois) leur vitalité chez quelques Salamandres; ce fait explique diverses particularités de la gestation.

sur l'angle d'un brin d'herbe recourbé ou sur la feuille d'une plante aquatique ; ceux de l'*Amblystoma punctatum* sont réunis en masses contenant de quatre à deux cents œufs. La *Salamandra atra* et la *Salamandra maculata* sont vivipares. La période de gestation de cette dernière espèce dure une année entière.

Un grand nombre d'exceptions à ces faits généraux ont été signalées (1).

Chez le *Notodelphis ovipara*, les œufs sont transportés par le mâle ? dans une poche cutanée dorsale particulière de la femelle qui présente en avant un seul orifice, mais se continue en arrière en une paire de diverticules. Les œufs sont très gros et subissent leur développement dans cette poche qu'ils distendent énormément. On trouve une poche plus ou moins semblable chez le *Nototrema marsupiatum*.

Chez le Crapaud de Surinam (*Pipa dorsigera*) les œufs sont placés par le mâle sur le dos de la femelle. Une poche cutanée spéciale se développe autour de chaque œuf, son orifice étant fermé par un opercule gélatineux. Les larves éclosent et subissent leur métamorphose dans ces poches. La femelle pendant cette période vit dans l'eau. Le *Pipa Americana* (s'il est spécifiquement distinct du *Pipa dorsigera*) présente à peu près les mêmes particularités. La femelle d'une Grenouille arboricole de Ceylan (*Polypedates reticulatus*) porte ses œufs attachés à l'abdomen.

Le *Rhinoderma Darwinii* (2) se comporte comme quelques Poissons siluroïdes en ce que le mâle porte les œufs en voie de développement dans une poche laryngienne énormément développée.

Quelques Anoures ne pondent pas leurs œufs dans l'eau. Le *Chiromantis Guineensis* les attache aux feuilles des arbres et le *Cystignathus mystacinus* les pond près des étangs dans des trous qui peuvent être remplis d'eau après les fortes pluies.

Les œufs de l'*Hylodes Martinicensis* sont pondus sous les feuilles mortes dans les endroits humides.

Formation des feuillets.

Anoures. — La formation des feuillets germinatifs n'a été étudiée jusqu'ici que chez quelques Anoures et chez le Triton. La description suivante s'applique aux Anoures, et j'appellerai l'attention à la fin du paragraphe sur les points dans lesquels le Triton est différent.

La segmentation de l'œuf de la Grenouille a déjà été décrite (t. I, pp. 85 et 86), mais je peux rappeler au lecteur que la segmentation (fig. 76) aboutit à la formation d'une vésicule dont la cavité est excentriquement située, le toit de la cavité étant beaucoup plus mince que le plancher. La cavité est la cavité de segmentation. Le toit est constitué

(1) Pour un sommaire de ces faits et la littérature du sujet, voy. les Amphibiens par C.-K. Hoffmann dans Bronn's *Klassen und Ordnungen d. Thierreichs*.

(2) Voy. Spengel, Die Fortpflanzung des *Rhinoderma Darwinii* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIX, 1877). Ce mémoire contient une traduction d'une note de Jiminez de la Espada sur le développement de l'espèce.

par deux ou trois couches de petites cellules pigmentées et le plancher par les grosses cellules qui forment la plus grande partie de l'œuf. Ces grosses cellules qui font partie de l'hypoblaste primitif seront désignées

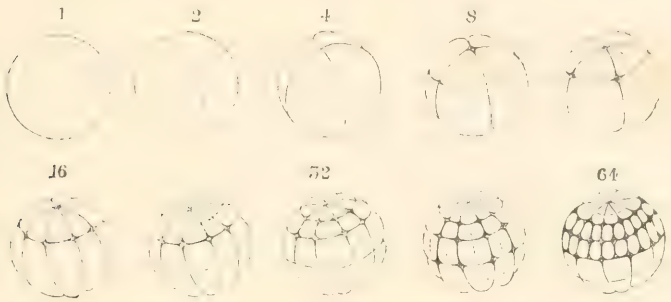


Fig. 76. — Segmentation de l'œuf de la Grenouille (emprunté à Ecker). Les numéros placés au-dessus des figures indiquent le nombre des segments au stade figuré.

sous le nom de cellules vitellines, elles représentent le vitellus nutritif de la plupart des œufs de Vertébrés.

Les cellules qui forment le toit de la cavité de segmentation passent sans ligne de démarcation nette aux cellules vitellines, par une série de cellules de caractères intermédiaires. Les cellules tant du toit que du plafond continuent à se multiplier, et celles du toit se divisent en deux couches distinctes (fig. 77, *ep*).

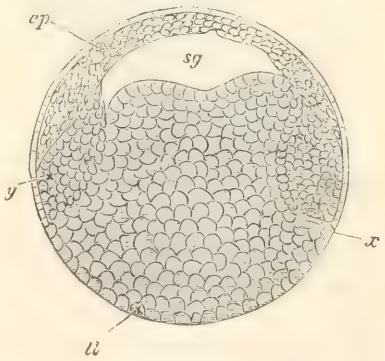


Fig. 77. — Coupe d'un œuf de Grenouille à la fin de la segmentation (*).

La couche superficielle est formée d'une seule rangée de cellules un peu cubiques, et la couche inférieure de plusieurs rangées de cellules plus arrondies. Ces deux couches sont l'épiblaste dont elles formeront les lames épidermique et nerveuse. Le toit de la cavité de segmentation paraît en conséquence être entièrement constitué par l'épiblaste.

Le premier changement dont l'œuf est le siège aboutit à la formation du mésentéron (1) et à l'enveloppement des cellules vitellines par l'épiblaste.

(1) Comme la cavité générale ne se développe pas par des diverticules de la cavité d'invagination, il convient d'appeler celle-ci le mésentéron et non l'archentéron.

(* *sg*, cavité de segmentation. — *li*, grosses cellules remplies de vitellus nutritif. — *ep*, petites cellules du pôle formatif (épiblaste).

Le mésentéron se forme comme chez la Lamproie et le Lépidostée par une variété d'invagination asymétrique. L'invagination commence par une inflexion des cellules épiblastiques sur un petit arc de la ligne équatoriale qui marque la limite des cellules épiblastiques et des cellules vitellines (fig. 77, *x*).

Les cellules infléchies deviennent continues avec les cellules adjacentes et la région où l'inflexion s'est formée constitue une sorte de lèvre au-dessous de laquelle une cavité en forme de fente s'établit bientôt. Cette lèvre est équivalente au rebord terminal de l'embryon du blastoderme des Élasmobranches, et la cavité sous-jacente est le rudiment du mésentéron.

Le mésentéron s'étend ensuite rapidement par l'invagination des cellules de son côté dorsal. Ces cellules s'étendent dans la cavité de

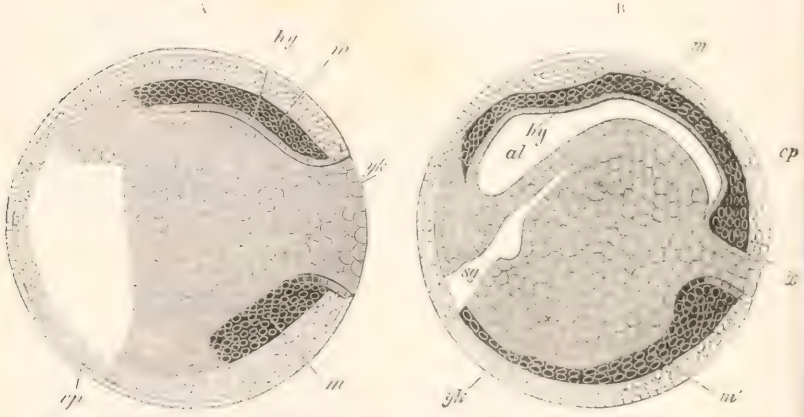


Fig. 78. — Coupes diagrammatiques longitudinales de l'embryon de Grenouille à deux stades pour montrer la formation des feuillets germinatifs (modifié de Gotte) (1).

segmentation en une couche épaisse de plusieurs rangées. A son extrémité interne, cette couche est en continuité avec les cellules vitellines et est divisée en deux couches (fig. 78, A); une couche épaisse de plusieurs rangées de cellules, adjacente à l'épiblaste qui devient le mésoblaste (*m*) et une couche d'une seule rangée de cellules plus columnaires tapissant la cavité du mésentéron, qui forme l'hypoblaste (*hy*). L'extension en dedans de la paroi dorsale du mésentéron est sans doute en partie une véritable invagination, mais il semble probable qu'elle est aussi due en une large mesure à une différenciation directe des cellules vitellines sur la ligne d'accroissement. Le mésen

(1) *ep*, épiblaste. — *m*, mésoblaste dorsal. — *m'*, mésoblaste ventral. — *hy*, hypoblaste. — *yk*, vitelle. — *x*, point d'union de l'épiblaste et de l'hypoblaste au côté dorsal du blastopore. — *al*, mésentéron. — *sg*, cavité de segmentation.

téron est d'abord une simple fente entre le vitellus et l'hypoblaste (fig. 78 A), mais comme l'involution de l'hypoblaste et du mésoblaste s'étend plus loin en dedans, la fente se dilate surtout à son extrémité interne en une cavité spacieuse dont l'extremité aveugle est séparée de la cavité de segmentation par une mince couche de cellules vitellines (fig. 78 B).

Dans le cours de l'involution, la cavité de segmentation est graduellement repoussée vers le côté et enfin oblitérée. Avant sa disparition, elle paraît dans quelques formes (*Pelobates fuscus*) être complètement entourée par les cellules vitellines.

Pendant que l'invagination du mésentéron s'effectue de la manière décrite plus haut, l'extension de l'épiblaste autour du vitellus progresse rapidement. L'épiblaste s'étend autour du vitellus sur tous les points de sa circonférence. La nature de cette extension est cependant très différente au rebord terminal de l'embryon et sur les autres points. Au rebord embryonnaire elle s'effectue par le simple accroissement de ce rebord de sorte que le point x dans les fig. 77 et 78 est reporté de plus en plus loin sur la surface du vitellus. Ailleurs, l'épiblaste s'étend d'abord sur le vitellus comme dans une gastrula épibolique typique sans s'infléchir pour former une lèvre définie. Une étendue de la surface vitelline considérable reste cependant à découvert, que tout le bord de l'épiblaste s'infléchit comme au rebord terminal de l'embryon (fig. 78 A) et il se constitue un blastopore circulaire autour duquel l'épiblaste et les cellules intermédiaires sont en continuité.

De la lèvre ventrale du blastopore le mésoblaste (fig. 78, m') dérivé des petites cellules intermédiaires s'étend en dedans jusqu'à la cavité de segmentation, cette extension étant moins due à une invagination véritable de cellules à la lèvre du blastopore qu'à une différenciation *in situ* des cellules vitellines. Peu après le stade représenté dans la fig. 78 B, le bouchon vitellin (bouchon d'Ecker) qui remplit l'orifice du blastopore disparaît et le mésentéron communique librement avec l'extérieur par un petit blastopore circulaire (fig. 80). La position du blastopore est la même que dans les autres types, c'est-à-dire à l'extrémité postérieure de l'embryon.

A ce stade, les trois feuillets de l'embryon sont établis d'une manière définie. L'épiblaste consistant dès l'origine en deux couches dérive des petites cellules qui forment le toit de la cavité de segmentation. Il est en continuité à la lèvre du blastopore avec des cellules intermédiaires en dimension aux cellules dont il est formé et aux cellules vitellines. Celles-ci augmentent de nombre par l'addition de cellules vitellines donnant naissance au mésoblaste et à une partie de l'hypoblaste auquel, comme on l'a vu plus haut, les cellules vitellines doivent aussi être considérées comme appartenant. Leur histoire sera exposée en traitant du sort ultérieur de l'hypoblaste.

Urodèles. — Les premiers stades du développement du Triton ont été suffisamment observés par Scott et Osborn (n° 114). La segmentation et la formation des feuillets sont en général semblables à celles de la Grenouille. L'œuf est dépourvu de pigment noir. Il y a une invagination asymétrique typique, mais la lèvre dorsale du blastopore est un peu épaissie. Le caractère le plus frappant par lequel le Triton diffère de la Grenouille est le fait que l'*épiblaste est d'abord constitué par une couche unique de cellules* (fig. 82, *ep*). Le toit de la cavité de segmentation pendant les stades avancés de la segmentation est constitué par plusieurs rangées de cellules (Bambeke, n° 95), mais dans la suite il paraîtrait n'être formé que d'une seule rangée (Scott et Osborn, n° 114).

Histoire générale des feuillets.

L'épiblaste. — **Anoures.** — A l'achèvement de l'invagination, l'épiblaste forme une couche continue entourant l'œuf tout entier, et constituée dans toute son étendue par deux lames. La formation du canal médullaire commence par l'épaississement sur la ligne axiale dorsale de la lame nerveuse qui donne naissance à une plaque médullaire un peu pyriforme dont les côtés forment les replis médullaires saillants (fig. 84 A). La plaque médullaire est épaissie sur les deux côtés et

Fig. 79. — Coupe transversale de la portion postérieure de la région céphalique d'un jeune embryon de *Bombinator* (d'après Gotte) *.

creusée sur la ligne médiane d'un sillon délicat (fig. 79, *r*). L'extrémité dilatée de la plaque médullaire située à l'extrémité de l'embryon opposée au blastopore est la région cérébrale et le reste, la région spinale. Les replis médullaires se recourbent en haut et finissent par se rejoindre enfermant un canal cérébro-spinal central (fig. 81). Le point où commence leur rencontre est situé vers l'union de l'encé-

* *r*, gouttière médullaire. — *r'*, sillon axial de la gouttière médullaire. — *h*, lame nerveuse de l'épiderme. — *as*, portion externe de la plaque vertébrale. — *is*, portion interne de la plaque vertébrale. — *l*, plaque latérale du mésoblaste. — *g*, notochorde. — *c*, hypoblaste.

phale et de la moelle et leur réunion s'étend à partir de ce point en avant et en arrière, mais le phénomène tout entier est si rapide que la fermeture du canal médullaire dans toute sa longueur s'effectue presque simultanément. En avant le canal médullaire se termine par une extrémité aveugle, mais en arrière il s'ouvre librement dans le blastopore encore persistant, avec les lèvres duquel les replis médullaires sont continus comme dans les autres types. La figure 80 représente une coupe longitudinale d'un embryon peu après la fermeture du canal médullaire (*nc*), dont l'orifice dans le blastopore (*x*) est nettement visible.

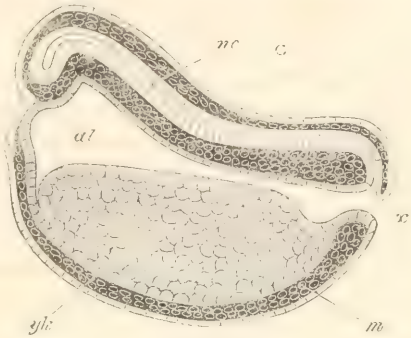


Fig. 80. — Coupe longitudinale diagrammatique d'un embryon de Grenouille (modifié d'après Götte) (*).

Après la fermeture du canal médullaire, ses parois se séparent de l'épiblaste superficiel qui s'étend au-dessus de lui en une couche non interrompue. Les deux lames de l'épiblaste prennent part à la formation du système nerveux central quoique la masse principale dérive de la lame nerveuse. Après que le tube nerveux central s'est séparé du tégument externe les deux lames qui le forment se confondent, mais il n'est guère douteux que plus tard la lame épidermique ne se sépare de nouveau pour former l'épithélium du canal central du système nerveux.

Les lames nerveuse et épidermique prennent part l'une et l'autre à la formation de l'épiblaste général et quoiqu'elles finissent par se confondre en partie, cependant la couche cornée de l'épiderme de l'adulte, là où elle peut se distinguer, est probablement dérivée de la lame épidermique de l'embryon et la couche muqueuse de la lame nerveuse.

Dans la formation des organes des sens, la lame nerveuse est partout celle qui est active. Le cristallin et le sac auditif en dérivent exclusivement, le dernier n'ayant pas d'orifice externe. La lame nerveuse joue aussi le rôle le plus important dans la formation du sac olfactif.

La couche externe des cellules épiblastiques devient ciliée après la fin de la segmentation, mais les cils disparaissent graduellement après la formation des branchies internes. Les cils déterminent un mouvement rotatoire lent de l'embryon dans l'œuf, et probablement aident à la respiration après son éclosion. Ils sont particulièrement développés sur les branchies externes.

* *nc*, canal neural. — *x*, point de jonction de l'épiblaste et de l'hypoblaste à la lèvre dorsale du blastopore. — *al*, tube digestif. — *yk*, cellules vitellines. — *m*, mésoblaste.
Pour simplifier l'épiblaste a été représenté comme formé d'une seule rangée de cellules.

Urodèles. — Dans le Triton (Scott et Osborn, n° 111), la plaque médullaire se constitue pendant que l'épiblaste est encore formé d'une seule rangée de cellules, et ce n'est qu'après la fermeture de la gouttière neurale qu'on peut trouver une différence entre l'épithélium du canal central et le reste des cellules du cordon cérébro-spinal (fig. 82).

Avant la fermeture des replis médullaires, l'épiblaste latéral se divise en les deux lames qui, chez la Grenouille, existent dès l'origine, et dans la suite du développement, la lame interne se comporte comme la lame active, exactement comme chez les Anoures.

Le mésoblaste et la notochorde. — **Anoures.** — Après la disparition de la cavité de segmentation, le mésoblaste est décrit par la plupart des observateurs, y compris Götte, comme formant une couche continue autour de l'œuf au-dessous de l'épiblaste. Les premières différenciations dont il est le siège s'effectuent, comme pour l'épiblaste sur la ligne axiale dorsale. Le long de cette ligne un cordon mésoblastique central se sépare des deux lames latérales pour former la notochorde. Calberla dit cependant que, lorsque le mésoblaste est nettement séparé de l'hypoblaste, il ne forme pas une lame continue, mais deux lames, une de chaque côté, séparées par un bourrelet cellulaire continu avec le feuillet hypoblastique. Ce bourrelet se sépare ensuite de l'hypoblaste pour former la notochorde, Götte a récemment protesté énergiquement contre cette opinion et donné une série de figures de ses coupes qui confirment certainement sa description originelle.

Mes propres observations sont favorables à la description de Calberla, et autant que je puis le déterminer d'après mes coupes, le mésoblaste n'apparaît jamais comme une lame parfaitement continue, mais fait toujours défaut sur la ligne médiane dorsale. Mes observations ne repusent malheureusement pas sur une série de coupes suffisantes pour fixer définitivement ce point.

[illegible] — m, [illegible] — [illegible] dans la partie ventrale de la [illegible] — [illegible] du mésoderme. — f, pharynx — e, passage des cellules [illegible] — d, cellules [illegible]. — r, sillon dorsal indiquant la ligne [illegible]

Après la formation de la notochorde (fig. 79) le mésoblaste peut être considéré comme consistant en deux plaques latérales continues à la face ventrale, mais séparées sur la ligne médiane dorsale. Par la division des parties dorsales de ces plaques en segments qui commence dans la région du cou et s'étend de là en arrière, le mésoblaste du tronc se différencie en une portion vertébrale divisée en somites séparés et une portion latérale non segmentée (fig. 81).

L'histoire de ces deux parties du mésoblaste est d'une manière générale la même que chez les Élasmobranches.

Le mésoblaste de la tête se divise, d'après Götte, en quatre segments équivalents aux somites du tronc. Par suite d'une confusion dans laquelle Götte est tombé en ne reconnaissant pas l'origine épiblastique des nerfs crâniens ses descriptions à ce sujet ne doivent, je crois, être acceptées qu'avec beaucoup de réserve, mais une partie de ses segments paraît correspondre aux cavités céphaliques des Élasmobranches.

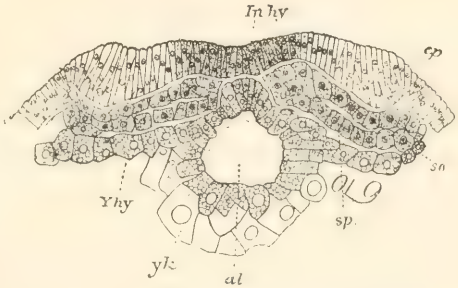


Fig. 82. — Coupe transversale de la région céphalique d'un jeune embryon de Triton (d'après Scott et Osborn) (*).

Urodèles. — Scott et Osborn (n° 114) ont montré que dans le Triton le mésoblaste (fig. 82) est formé de deux plaques latérales séparées de l'hypoblaste et que l'extension ventrale de ces plaques est due en grande partie à la conversion de cellules vitellines en cellules mésoblastiques. Ils ont en outre montré que la notochorde est formée d'une *portion axiale de l'hypoblaste*, comme dans les types déjà considérés (fig. 82). La cavité générale se continue dans la région de la tête, et le mésoblaste qui tapisse la portion céphalique de la cavité générale se divise en le même nombre de cavités céphaliques que chez les Elasmobranches, c'est-à-dire une en avant de la bouche, et une dans l'arc mandibulaire et chacun des arcs suivants.

L'hypoblaste. — Il n'y a pas de différence importante dans les relations de l'hypoblaste entre les Anoures et les Urodèles. Le mésentéron, au stade représenté dans la figure 81, forme une large cavité tapissée du côté dorsal par une couche d'hypoblaste invaginé et du côté ventral par les cellules vitellines. L'hypoblaste est en continuité sur les côtés et en avant avec les cellules vitellines (fig. 79, 81 et 82). A un stade antérieur, lorsque le mésentéron a une forme moins définie, une telle continuité entre le véritable hypoblaste et les cellules vitellines n'existe pas sur les côtés de la cavité.

(*) *In.hy*, hypoblaste invaginé dont la partie dorsale formera la notochorde. — *ep*, épiblaste de la plaque neurale. — *sp*, splanchnopleure. — *al*, tube digestif. — *yk* et *Yhy*, cellules vitellines.

Le revêtement définitif du mésentéron par les véritables cellules hypoblastiques commence en avant et en arrière et se termine dans la région moyenne (fig. 83). C'est en avant qu'il s'effectue le plus rapidement. Les cellules du plancher vitellin se différencient d'une manière continue en cellules hypoblastiques et bientôt toute l'extrémité antérieure devient complètement tapissée par de véritables cellules hypoblastiques, tandis que les cellules vitellines se limitent au plancher de la portion moyenne.

La portion antérieure du mésentéron donne origine à l'œsophage, à l'estomac et au duodénum. Près de sa limite postérieure, il apparaît un diverticule ventral qui est le commencement du diverticule hépatique (fig. 83, *f*). Le vitellus est par conséquent post-hépatique, comme chez les Vertébrés en général.

Le stomodæum se forme relativement tard, par une invagination de l'épiblaste (fig. 83, *m*).

Il est à noter que la conversion des cellules vitellines en cellules hypoblastiques pour former la paroi ventrale de la région antérieure du tube digestif est un phénomène très semblable à la formation de cellules sur le plancher vitellin de la portion antérieure de la cavité digestive chez les Élasmobranches. Cette conversion paraît être niée par Götte, mais comme je trouve des cellules à tous les stades de transition entre les cellules vitellines et les cellules hypoblastiques, je ne puis mettre en doute la réalité de son occurrence.

A l'origine, le mésentéron communique librement avec l'extérieur par l'orifice du blastopore. Les lèvres du blastopore se rapprochent graduellement et forment un canal étroit sur le côté dorsal duquel le tube neural s'ouvre comme il a été décrit plus haut (fig. 80). L'orifice externe de ce canal finit par se fermer et le canal lui-même persiste comme un diverticule étroit, conduisant de l'extrémité postérieure du mésentéron dans le canal neural (fig. 83). Il forme l'intestin post-anal qui se rétrécit graduellement et finit par s'atrophier. A son bord antérieur, sur le côté ventral, on peut voir un petit diverticule du tube digestif à direction ventrale, qui commence à se montrer à un stade

[illegible] canal neurentérique [illegible] canal médullaire.

un peu antérieur (fig. 80). Ce diverticule s'allonge et rencontre une invagination du tégument (fig. 83, *an*), qui apparaît chez la *Rana temporaria* un peu plus tôt qu'il n'a été représenté par Götte chez le *Bombinator*. Cette invagination épiblastique est le proctodæum, et il finit par apparaître une perforation anale à son extrémité supérieure.

La différenciation de l'extrémité postérieure de l'intestin préanal procède de la même manière que celle de l'extrémité antérieure, quoique un peu plus tard. Elle forme les portions cloacale et intestinale du tube digestif. De la paroi ventrale de la région cloacale naît la vésicule allantoïque bifide qui est probablement homologue à l'allantoïde des Vertébrés supérieurs. Après que la différenciation de la paroi ventrale des extrémités antérieure et postérieure du tube digestif s'est étendue à une certaine distance, le vitellus ne forme plus le plancher que d'une portion moyenne réduite de la cavité digestive, qui correspond au canal ombilical des Amniotes. Le véritable épithélium hypoblastique s'étend alors autour de la surface externe du vitellus, qui ainsi constitue un sac vitellin véritable, quoique petit et interne. Les cellules vitellines enfermées dans ce sac sont peu à peu résorbées et les parois du sac forment une partie de l'intestin.

Accroissement général de l'embryon.

Anoures. — La plaque médullaire pyriforme décrite plus haut est la première indication extérieure de l'embryon. Cette plaque apparaît vers le stade représenté en coupe longitudinale dans la figure 78 B. Le trait le plus apparent qu'elle présente à l'origine est la gouttière axiale. Bientôt elle devient plus saillante (fig. 84 A) et se termine en arrière au blastopore (*bl*), dont les lèvres sont en continuité avec les deux replis médullaires. Pendant que les parties latérales de cette plaque se replient pour former le canal médullaire, l'embryon s'allonge lui-même et prend une forme un peu ovale. En même temps la flexion crânienne devient apparente (fig. 80), et le blastopore bientôt après cesse de communiquer avec l'extérieur. L'embryon continue ensuite à s'allonger (fig. 84 B) et le mésoblaste

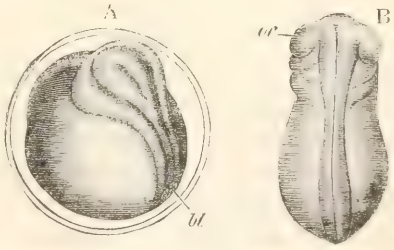


Fig. 84. — Embryon de la Grenouille commune (d'après Remak) (*).

(*) A, jeune stade représenté enfermé dans la membrane ovulaire. La plaque médullaire est distinctement formée, mais aucune partie du canal médullaire n'est close. — *bl*, blastopore.

B, embryon plus âgé après la fermeture du canal médullaire. — *oc*, vésicule optique. En arrière de la vésicule optique, on voit deux arcs viscéraux.

se divise en segments. Les somites se forment d'abord dans le cou, et se multiplient par l'addition successive de nouveaux segments dans la région postérieure non segmentée de l'embryon. L'extrémité postérieure de l'embryon se prolonge en une protubérance arrondie, qui s'allonge rapidement et constitue une queue bien marquée, entièrement formée par la région post-anale du corps. Le corps tout entier présente une flexion dorsale bien nette, la face ventrale étant convexe. La figure 85 représente un embryon de *Bombinator* vu de profil avec la queue commençant à faire saillie. La coupe longitudinale (fig. 83) est prise sur un embryon à peu près du même âge. Des changements importants se sont effectués dans la région céphalique. La flexion crânienne est devenue plus marquée, mais n'est pas aussi apparente chez les Amphibiens que dans la plupart des autres types à

Fig. 85. — Vue de profil d'un embryon avancé de *Bombinator* (d'après Gotte).

cause de la faible dimension du rudiment cérébral. Le cerveau moyen est représenté dans la figure 85, *a*, formant la terminaison du grand axe du corps, et les vésicules optiques (*a'*) se montrent sur ses côtés.

Les rudiments des arcs mandibulaires (*d*), hyoïdien (*e*) et premier branchial (*c*) forment des sortes de replis saillants sur les côtés de la tête, mais les fentes viscérales ne sont pas encore ouvertes. Des rudiments du proctodæum et du stomodæum ont fait leur apparition, mais ni l'un ni l'autre ne communique encore avec le mésentéron. Au-dessous de l'arc hyoïdien on voit un disque particulier (*k*), qui est un organe adhésif embryonnaire formé d'une plaque d'épiblaste épaissi. Il y a une paire de ces disques, un de chaque côté, mais un seul est représenté dans la figure ; à une période plus avancée, ils se rejoignent sur la ligne médiane, mais se séparent de nouveau avant leur

[illegible] — *b*, cerveau postérieur. — *d*, arc mandibulaire. — *d'*, ganglion [illegible] premier arc branchial. — *f*, septième nerf. — *f'*, nerfs glosso-pharyngiens [illegible] — *h*, vésicule auditive. — *i*, fente entre le foie et le sac vitellin. — *k*, disque adhésif. — *l*, [illegible] — *m*, protubérance formée par le pronephros.

atrophie finale. On les observe chez la majorité des Anoures, mais d'après Parker, ils font défaut chez les Aglosses (*Pipa* et *Dactyletra*) (fig. 90). Ce sont probablement des restes du même organe primitif que le disque adhésif du Lépidostée.

L'embryon continue à s'allonger, pendant que la queue devient de plus en plus saillante et se recourbe sur le côté, la larve étant renfermée dans la cavité de la membrane ovulaire. La fossette olfactive devient distincte à la partie antérieure de la tête. Le stomodæum se creuse, quoique restant aveugle et il se forme trois nouveaux arcs branchiaux, les deux derniers étant très imparfaitement différenciés, et non visibles de l'extérieur. Il y a ainsi en tout six arcs, les arcs mandibulaire et hyoïdien et quatre arcs branchiaux. Entre l'arc mandibulaire et l'arc hyoïdien et entre chacun des arcs suivants, des diverticules du mésentéron se dirigent vers le tégument externe. Ces poches sont au nombre de cinq, car il n'y en a pas en arrière du dernier arc branchial. La première formera la fente hyo-mandibulaire, la seconde, la fente hyo-branchiale, la troisième, la quatrième et la cinquième, les trois fentes branchiales.

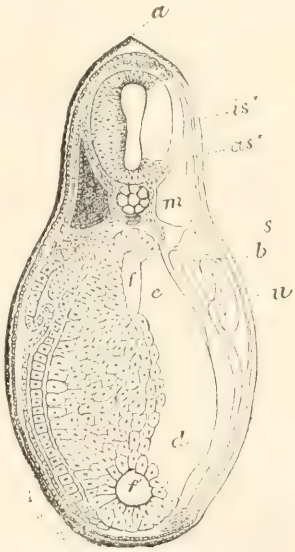


Fig. 86. — Coupe transversale d'un très jeune Têtard de *Bombinator* au niveau de l'extrémité antérieure du sac vitellin (d'après Götte) (*).

Quoique les poches pharyngiennes rencontrent le tégument externe, elles ne s'ouvrent qu'après l'éclosion de la larve. Avant l'éclosion, il se développe dans la plupart des formes, sur le côté externe du premier et du second arcs branchiaux, de petits prolongements formant chacun le rudiment d'une branchie externe ; un rudiment semblable se forme ou avant ou après l'éclosion, sur le troisième arc branchial; mais le quatrième arc en est dépourvu (fig. 87 et 89).

Ces branchies externes, qui diffèrent fondamentalement des branchies externes des Élasmobranches en ce qu'elles sont recouvertes par l'épiblaste, s'allongent bientôt et forment des prolongements ciliés ramifiés, flottant librement dans le milieu qui entoure l'embryon (fig. 87).

L'appareil excréteur commence à se développer avant l'éclosion. Le canal segmentaire se forme comme un repli de la paroi somatique sur le côté dor-

(*) *a*, repli de l'épiblaste en continuité avec la nageoire dorsale. — *is*x, cordon médullaire. — *m*, muscle latéral. — *as*x, lame externe de la plaque médullaire. — *s*, plaque latérale du mésoblaste. — *b*, mésentère. — *u*, repli de l'épithélium péritonéal qui forme le canal segmentaire. — *f*, tube digestif. — *f'*, diverticule ventral qui forme le foie. — *e*, jonction des cellules vitellines et des cellules hypoblastiques. — *d*, cellules vitellines.

sal de la cavité générale (fig. 86, *a*). Son extrémité antérieure seule reste en communication avec la cavité générale et donne naissance à un pronéphros à deux ou trois tubes péritonéaux, en face duquel il se forme un glomérule.

Le mésonéphros (rein permanent des Amphibiens) est formé par une série de tubes segmentaires beaucoup plus tard que le pronéphros, pendant la fin de la vie larvaire. Son extrémité antérieure est située à quelque distance en arrière du pronéphros; pendant sa formation, le pronéphros s'atrophie.

L'époque de l'éclosion varie dans les différentes larves, mais dans la plupart des cas, lorsqu'elle se produit, la bouche n'est pas encore percée. La larve désignée d'ordinaire sous le nom de Têtard est d'abord enfermée dans les détritus de l'enveloppe gélatineuse des œufs. La queue, par le développement de nageoires dorsale et ventrale, devient bientôt un puissant organe de natation. L'accroissement, avant que la larve ne commence à prendre des aliments, se fait sans aucun doute aux dépens du vitellus, qui est alors enfermé dans le mésentéron.

Les perforations buccale et anale ne tardent pas à faire leur apparition, et le Têtard peut alors prendre des aliments. Les fentes branchiales s'ouvrent également, mais dans la plupart des espèces le diverticule hyo-mandibulaire ne s'ouvre jamais réellement à l'extérieur, et dans tous les cas se ferme très rapidement.

On ne peut guère mettre en doute que le diverticule hyo-mandibulaire ne donne naissance comme chez les Amniotes à la trompe d'Eustache et à la cavité tympanique, excepté lorsque ces organes font défaut (Bombinatorides). Gotte soutient cependant que ces parties dérivent de la fente hyo-branchiale, mais sa description à ce sujet, qui nous entraînerait dans de grandes difficultés morphologiques, est en contradiction avec les recherches précises de Parker.

Peu après l'éclosion, il se développe de chaque côté de l'arc hyoïdien un repli operculaire de la peau, qui peu à peu recouvre les arcs branchiaux postérieurs et les branchies externes (fig. 87, *d*). Il se continue avec la peau à la partie supérieure des arcs branchiaux et forme avec celle de la paroi péricardique au-dessous d'eux; mais est libre dans le milieu, et prend ainsi part à la formation d'une cavité appelée cavité branchiale, dans laquelle sont placées les branchies. Chaque cavité branchiale s'ouvre d'abord par un large pore en arrière (fig. 87) et chez le *Dactylethra* les deux orifices branchiaux persistent. Dans la larve du *Bombinator* et, semble-t-il, aussi dans celles de l'*Alytes* et du *Pelobates*, les orifices originellement larges des deux chambres branchiales se rejoignent vers la ligne ventrale, et forment un orifice branchial unique ou *spiraculum*. Dans la plupart des autres formes, *Rana*, *Bufo*, *Pelobates*, etc., les deux chambres branchiales sont réunies par un canal transversal et l'orifice du sac droit dis-

paraît, celui du sac gauche persistant en un spiraculum unique, asymétrique. Dans la respiration, l'eau pénètre par la bouche, passe par les fentes branchiales dans les cavités branchiales et de là à l'extérieur par le spiraculum.

Immédiatement après la formation des cavités branchiales, les branchies externes originelles s'atrophient, mais à leur place de nouvelles branchies, appelées d'ordinaire branchies internes, apparaissent sur le côté externe de la région moyenne des quatre arcs branchiaux.

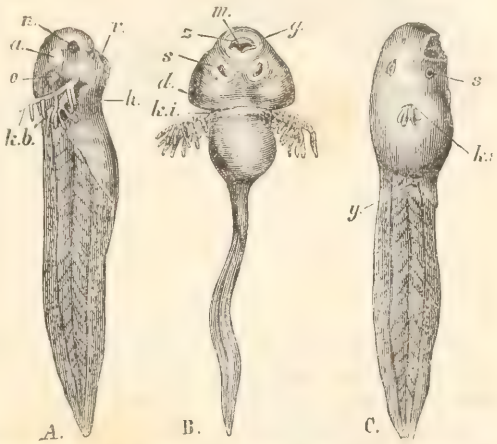


Fig. 87. — Têtards avec branchies externes (empruntée à Huxley d'après Ecker) (*).

Il y en a une seule rangée sur le premier et le quatrième arcs branchiaux, et deux rangées sur le second et le troisième. Outre ces branchies qui sont des processus vasculaires du mésoblaste, recouverts d'après Götte par un épithélium épiblastique (?), des prolongements branchiaux apparaissent sur les parois hypoblastiques des trois fentes branchiales. Ces derniers prolongements branchiaux paraîtraient être homologues aux branchies des Lamproies. Chez le *Dactylethra*, il ne se forme pas d'autres branchies (Parker).

La bouche, même avant que le Têtard commence à prendre des aliments, prend une forme transversalement ovale (fig. 88) et acquiert une armature provisoire, formée d'un bec et de dents cornées qui restent en usage pendant la vie larvaire.

Le bec est constitué par une paire de plaques cornées moulées sur les paires supérieure et inférieure de cartilages labiaux. La valve supérieure du bec est la plus large des deux et recouvre l'inférieure. Le bec est entouré par une lèvre saillante formée d'un repli circulaire du tégument dont le bord libre est couvert de papilles. Entre les papilles et le bec, la face interne de la lèvre porte des rangées de dents cornées. Il y a d'ordinaire deux rangées de

(*) A, vue de profil d'un jeune Têtard.

B, vue par la face ventrale d'un Têtard un peu plus âgé.

k.b. branchies externes. — *m.* bouche. — *n.* sac nasal. — *o*, œil. — *r.* vesicule auditive. — *h.* mandibule cornée. — *s*, ventouse ventrale. — *d*, repli operculaire.

C, larve plus avancée dans laquelle le repli operculaire a presque entièrement recouvert les branchies.

s. ventouse ventrale. — *k.i.* branchies externes. — *y.* rudiment du membre postérieur.

ces dents sur le côté supérieur, la rangée interne n'étant pas continue sur la ligne médiane, et trois ou quatre rangées du côté inférieur, l'interne ou les deux internes étant divisées en deux parties latérales.

Lorsque le Têtard atteint son développement complet, les organes adhésifs situés derrière la bouche s'atrophient graduellement. Le tube digestif (fig. 88), d'abord court, s'allonge rapidement et forme une série de circonvolutions qui remplissent la vaste cavité générale. En même temps, les poumons se développent comme des diverticules de l'œsophage.

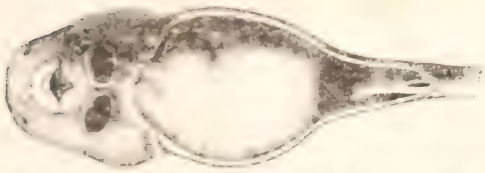


Fig. [illegible]. — Têtard de Rana temporaria, vu par la face ventrale, les parois abdominales enlevées. Figure faite [illegible]

Divers caractères de l'anatomie du Têtard tendent à montrer qu'il est la répétition d'un type de Vertébré primitif. Le représentant vivant le plus voisin de ce type paraît être la Lamproie.

La ressemblance de la bouche du Têtard et de celle de la Lamproie est très frappante, et un grand nombre de particularités du crâne larvaire des Anoures, spécialement dans la position des cartilages de Meckel et de l'arcade sous-oculaire, ont peut-être leur parallèle dans le crâne de la Lamproie (1). Les sacs branchiaux hypoblastiques internes de la Grenouille avec leurs prolongements branchiaux sont probablement équivalents aux sacs branchiaux de la Lamproie (2), et il n'est pas impossible que les orifices postérieurs communs des poches branchiales de la Myxine soient équivalents aux orifices originellement pairs du sac branchial du Têtard.

Les ressemblances de la Lamproie et du Têtard me paraissent être suffisamment frappantes pour n'être pas simplement le résultat d'habitudes plus ou moins semblables, mais en même temps, il n'y a pas de motifs pour supposer que la Lamproie soit elle-même proche parente d'une forme ancestrale des Amphibiens. En traitant des Ganoïdes et d'autres types, des arguments ont été mis en avant pour montrer qu'il y a eu une branche primitive de Vertébrés pourvue d'un disque suceur périoral; les Cyclostomes sont des représentants dégradés de ce type, mais en sont les représentants actuels les plus voisins. Les ressemblances du Têtard et de la Lamproie sont probablement dues à ce que tous deux descendent de cette souche commune. Les Ganoïdes,

(1) Voir Huxley, Craniofacial apparatus of *Petromyzon* (*Journal of Anat. and Phys.* 1876). Les vues d'Huxley sur l'arcade de Meckel-hyoïde, etc., sont plausibles, mais il paraît probable, d'après les observations de Scott, qu'il ne se développe pas de véritables arcs branchiaux chez la Lamproie. Jusqu'à quel point ce fait est-il d'accord avec les vues d'Huxley, cela est encore douteux.

(2) Cf. Huxley et Gegenb.

* Le canal de la bouche [illegible] les deux ventricules, et en avant de celles-ci les branches font [illegible]

comme nous l'avons vu, montrent aussi des traces d'une descendance semblable, et la ressemblance entre la larve de *Dactylethra* (fig. 90), les Ganoïdes du vieux grès rouge (1), et la Chimère indique probablement que les progrès de nos connaissances mettront en lumière de nouvelles affinités entre les souches primitives des Ganoïdes et des Holocéphales et les Amphibiens.

Métamorphose. — La transformation subie par le Têtard dans son passage à l'état de Grenouille, est assez considérable pour mériter le nom de métamorphose. Elle consiste essentiellement en la réduction et l'atrophie d'une série d'organes embryonnaires provisoires et l'apparition à leur place d'organes adultes. Les stades de cette métamorphose sont représentés dans la figure 89, 5, 6, 7 et 8.

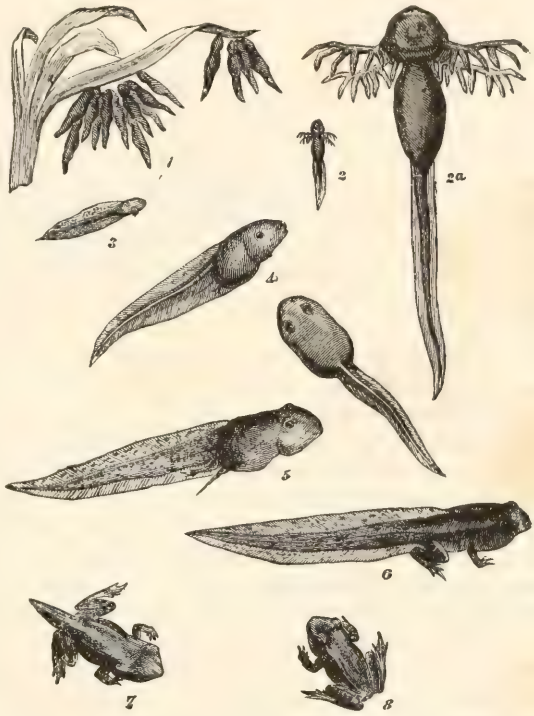


Fig. 89. — Têtards et jeunes de la Grenouille commune (emprunté à Mivart) (*).

Les deux paires de membres apparaissent presque simultanément comme de petits bourgeons, la paire postérieure à l'union de la queue et du corps (fig. 86, 5) et la paire antérieure cachée sous la membrane operculaire. Les poumons prennent une importance de plus en plus grande et les respirations branchiale et pulmonaire coexistent pendant quelque temps.

Lorsque les organes adultes sont suffisamment développés, une mue a lieu dans laquelle les branchies sont complètement rejetées, le bec provisoire corné est également rejeté et la bouche perd sa forme de

(1) Cf. Parker (n° 107).

(*) 1, Têtards récemment éclos (double de la grandeur naturelle). — 2, Têtard avec branchies externes. — 2*a*, le même grossi. — 3 et 4, stades plus avancés après que les branchies sont recouvertes par la membrane operculaire. — 5, stade où se montrent les membres postérieurs. — 6, stade après la mue, les deux paires des membres sont visibles. — 7, stade après l'atrophie partielle de la queue. — 8, jeune Grenouille.

suçoir. Les yeux jusque-là cachés sous la peau viennent à la surface, et les membres antérieurs font leur apparition (fig. 86, 6). Ces changements extérieurs sont accompagnés de modifications internes importantes de la bouche, du système vasculaire et des arcs viscéraux. L'atrophie graduelle de la queue commence par l'extrémité et se continue jusqu'à la résorption complète de cet organe.

Le long tube digestif se raccourcit, et le Têtard généralement herbivore se transforme graduellement en la Grenouille carnivore (fig. 86, 6, 7, 8).

La description de la métamorphose de la Grenouille qui précède s'applique bien à la majorité des Anoures, mais il est nécessaire de noter quelques-uns des points les plus instructifs parmi les divergences du type général.

En premier lieu, on connaît plusieurs Anoures qui éclosent avec la forme adulte. Le degré exact de métamorphose que ces espèces traversent dans l'œuf est encore assez mal déterminé. L'*Hylodes Martinicensis* en est un exemple. La larve possède sans aucun doute dans l'œuf une longue queue, mais tandis que Bavay (1) dit qu'elle est pourvue de branchies externes qui, cependant, ne sont pas recouvertes par un opercule, Peters (2) n'a pu voir aucune trace de ces organes.

Chez le *Pipa Americana* et probablement aussi chez le *Pipa dorsigera*, si c'est une espèce distincte, la larve sort des loges du dos de sa mère, à un état ressemblant beaucoup à l'état adulte. Les embryons des deux espèces développent dans l'œuf une longue queue qui est résorbée avant l'éclosion, et d'après Wyman (3), le *Pipa Americana* possède aussi pendant un certain temps des branchies qui s'atrophient de bonne heure.

La larve du *Rhinoderma Darwinii*, d'après Jiminez de la Espada, est dépourvue de branchies externes ; elle paraît éclore pendant qu'elle est encore dans la poche laryngienne du mâle. Chez le *Nototrema marsupiatum*, les larves sont également décrites comme dépourvues de branchies externes.

Parmi les formes à développement remarquable, le *Pseudis paradoxa* mérite une mention spéciale en ce que le Têtard de cette forme atteint des dimensions beaucoup plus grandes que l'adulte, particularité qui peut n'être qu'une question de nutrition, ou peut, peut-être, s'expliquer en supposant que la larve ressemble à une forme ancestrale réelle qui était beaucoup plus grande que la Grenouille actuelle.

Une autre forme d'un plus grand intérêt morphologique peut-être est la larve du *Dactylethra*. Les principales particularités de cette larve (fig. 90) ont été résumées par Parker (n° 107, p. 626), auquel j'emprunte le passage suivant :

« La bouche n'est pas située à la face inférieure, organisée en suçoir et petite, mais est très large comme celles des « Siluroïdes et de la Baudroie, » elle a une mâchoire inférieure suspendue, et un tentacule extrêmement long

(1) Bavay, Note sur l'*Hylodes martinicensis* et ses métamorphoses (*Ann. des sciences nat.*, 5e série, XVII, 1873).

(2) *Berlin. Monatsberichte*, 1876, p. 103, et *Nature*, 5 avril 1877.

(3) *Proceed. of Boston nat. hist. Society* V, 1854.

à chaque angle de la lèvre supérieure et ne possède pas de trace des mâchoires cornées primordiales ordinaires.

b. « En conformité avec ces caractères, la tête est extrêmement aplatie ou déprimée au lieu d'être haute et gibbeuse.

c. « Il n'y a pas de disques adhésifs sous le menton.

d. « L'orifice branchial n'est pas limité au côté gauche, mais existe aussi sur le droit.

e. « La queue comme le crâne est remarquablement chiméroïde, elle se termine en une longue lanière pointue, et toute la région caudale est étroite et allongée comparativement à celle de nos larves de Batraciens ordinaires.

f. « Les membres antérieurs ne sont pas cachés sous le repli operculaire »

Fig. 90. — Larve de *Dactylethra* (d'après Parker).

Quoique la plupart des embryons d'Anoures ne possèdent pas une assez grande quantité de vitellus pour constituer un sac vitellin formant un appendice externe de l'embryon, dans quelques formes cependant, il se développe un sac vitellin presque aussi grand que celui des Téléostéens. Une de ces formes, l'*Alytes obstetricans*, appartient à un genre européen bien connu allié au *Pelobates*. Les embryons du *Pipa dorsigera* (Parker) possèdent aussi un très grand sac vitellin autour duquel ils sont enroulés comme un embryon de Téléostéen. Il se développe également un grand sac vitellin chez l'embryon du *Pseudophryne australis*.

La complexité véritable de l'organisation de différents Têtards et leur dimension relative comparativement à celle de l'adulte est très variable. Les Têtards des Crapauds sont les plus petits, le *Pseudohryne australis*, occupe le premier rang sous ce rapport ; ceux des *Pseudis* sont les plus grands connus.

Les branchies externes atteignent dans certaines formes qui éclosent à un état larvaire avancé, un très grand développement. Il semble cependant que ce développement soit dû à ce que ces branchies sont particulièrement utiles aux stades antérieurs à l'éclosion. Ainsi chez l'*Alytes*, où la larve sort de l'œuf après la chute des branchies externes, ces organes, dans l'œuf, sont énormes. Chez le *Notodelphis ovipara*, où les œufs sont portés par la mère dans une poche dorsale, les embryons sont pourvus de longues branchies vésiculaires attachées au cou par des filaments délicats. Le fait (s'il est confirmé) que quelques-unes des formes qui n'éclosent qu'à des stades post-larvaires, sont dépourvues de branchies externes, indique probablement qu'il peut y avoir plusieurs modes de respiration embryon-

naire (1), et que les branchies externes n'atteignent un grand développement que dans les cas où elles sont le principal organe de la respiration. Les branchies externes des Elasmobranches sont probablement, comme on l'a vu dans un chapitre antérieur, des exemples de formations développées secondairement qui ont été produites par les mêmes causes que les branchies exagérées de l'*Axytes*, du *Notobalphis*, etc.

Urodèles. — Jusqu'aujourd'hui, les observations complètes sur le développement des Urodèles sont limitées aux Myctodères (2).

Les premiers stades sont d'une manière générale semblables à ceux des Anoures. Le corps de l'embryon est, comme l'ont montré Scott et Osborn, infléchi vers la face ventrale et non vers la face dorsale. La métamorphose est beaucoup moins complète que chez les Anoures.

La larve du Triton peut être prise comme type. A l'éclosion, elle possède une puissante queue natatoire, pourvue d'une nageoire bien développée ; il y a trois paires de branchies portées par les trois antérieurs des arcs branchiaux véritables.

Entre l'hyoïde et le premier arc branchial, et entre les autres arcs branchiaux, il se développe des fentes au nombre de quatre en tout. Immédiatement avant l'éclosion, trois de ces fentes seulement ont fait leur apparition, la fente hyo-mandibulaire n'est pas perforée. Des ventouses pedonculées de la même nature que les ventouses des Anoures, se forment à la face ventrale en arrière de la bouche. Un petit repli operculaire développé de la partie inférieure de l'arc hyoïdien recouvre les bases des branchies. La bouche en suçoir et le bec corné provisoire des Anoures n'ont pas de contre-partie dans ces larves. La peau est ciliée et les cils déterminent la rotation de l'embryon dans l'œuf. Dès avant l'éclosion, un petit rudiment de la paire antérieure des membres est formé, mais les membres postérieurs ne se développent que plus tard, et les membres n'atteignent une dimension notable que lorsque la larve est très avancée en âge. Dans le cours de la métamorphose subséquente, il se développe des poumons et la respiration pulmonaire prend la place de la respiration branchiale. Les fentes branchiales en même temps se ferment et les branchies s'atrophient.

Les autres types de Myctodères observés jusqu'ici s'accordent bien avec le Triton.

La larve de l'*Amblystoma punctatum* (fig. 91) présente deux très longs prolon-

(1) A l'appui de cette vue, on peut mentionner que chez le *Pipa americana*, la queue paraît fonctionner comme un organe de respiration aux stades avancés du développement (Parker).

(2) Les observations récentes à ce sujet sont celles de Scott et Osborn (n° 114) sur le Triton, de Bambeke (n° [illegible]) sur diverses espèces de Triton et sur l'Axolotl, et de Clark (n° 58) sur l'*Amblystoma punctatum*.

gements (*s*) comme les ventouses pédonculées du Triton placés sur la gorge en avant des branchies externes. Ils servent à soutenir la larve lorsqu'elle plonge au fond de l'eau et ont été appelés par Clark (n° 98) balanciers. Lorsque les membres se développent, ces appendices tombent. Les branchies externes s'atrophient environ cent jours après l'éclosion.

On pourrait prévoir que l'Axolotl, étant une forme larvaire d'Amblystome, aurait un développement semblable à celui de l'*Amblystoma punctatum*. Les prolongements adhésifs apparents dans cette espèce sont cependant représentés par de simples rudiments chez l'Axolotl.

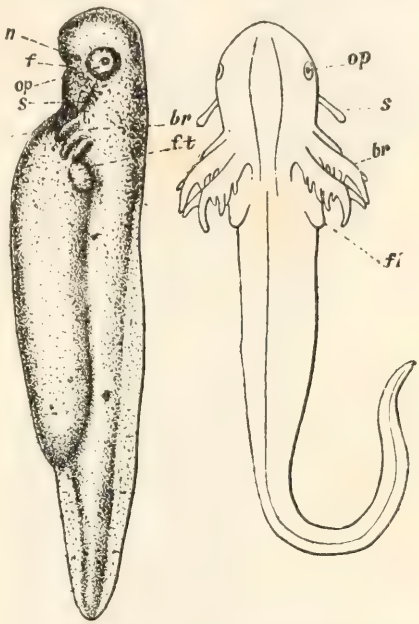


Fig. 91. — Larves d'*Amblystoma punctatum* (d'après Clark) (*).

Les jeunes de la *Salamandra maculata* sortent de l'utérus avec des branchies externes, mais ceux de la Salamandre des Alpes (*Salamandra atra*), naissent à l'état de développement complet, sans branchies. Dans l'utérus ils subissent une métamorphose et sont pourvus (d'accord avec le principe énoncé plus haut) de très longs filaments branchiaux (1).

La *Salamandra atra* n'a que deux embryons, mais il y a originellement un grand nombre d'œufs (Von Siebold) qui, tous à l'exception de deux, ne se développent pas, leurs restes servant d'aliments aux deux qui survivent. Les deux espèces de Salamandre ont un vitellus nutritif assez abondant pour constituer un sac vitellin.

Le *Spelerpes* développe seulement trois arcs post-hyoïdiens, entre lesquels il se forme des fentes comme dans les types ordinaires. Le *Menobranchus* et le Protée ont le même nombre d'arcs hyoïdiens que le *Spelerpes*.

Une des découvertes récentes les plus remarquables sur la métamorphose des Urodèles a été faite par Duméril (2). Il a observé que quelques larves d'Axolotl, nourries au Jardin des Plantes, sortaient de l'eau et dans le cours d'une quinzaine de jours environ subissaient une métamorphose semblable à celle du Triton et se transformaient en une forme en tout semblable au genre américain Amblystome (fig. 92). Pendant cette métamorphose, la respi-

(1) Allen Thomson me fait savoir que le Triton à crête (*Triton cristatus*) est, dans des cas rares, vivipare.

(2) *Comptes rendus de l'Académie des sciences* 1870, p. 782.

(*) *n*, fossette nasale. — *f*, invagination buccale. — *op*, œil. — *s*, balanciers. — *f.l*, membre antérieur. — *br*, branchies.

ration pulmonaire prend la place de la respiration branchiale, les branchies

Fig. 92. — Axolotl avec ses branchies et Axolotl transformé en Amblystome (empruntés à Huxley).

tombent et les fentes branchiales se ferment. La queue perd sa nageoire et

devient arrondie, la couleur change et des modifications s'effectuent dans les gencives, les dents et la mâchoire inférieure.

Madame von Chauvin (1) a pu, en accoutumant graduellement les larves d'Axolotl à respirer l'air, leur faire subir artificiellement cette métamorphose.

Il semble très possible, comme l'a suggéré Weismann (2), que les Axolotls existants soient réellement des descendants de formes d'Amblystomes qui sont retournés à un stade inférieur. En faveur de cette possibilité, on peut citer une très intéressante découverte de Filippi (3). Il a observé dans une mare d'un marais près d'Andermat quelques exemplaires de *Triton alpestris* qui, quoique arrivés à la maturité sexuée, conservaient encore leurs branchies externes et les autres caractères larvaires. Des formes larvaires semblables arrivant à maturité sexuée de *Triton tæniatus*, ont été décrites par Jullien. Ces découvertes sembleraient indiquer qu'il paraît être possible de faire revenir artificiellement le Triton à un état pérennibranche.

Gymnophiones. — Le développement des Gymnophiones est presque inconnu, mais il est certain que quelques formes larvaires sont pourvues d'une seule fente branchiale, tandis que d'autres ont des branchies externes.

Une fente branchiale a été notée chez l'*Epicrium glutinosum* (Müller) et chez la *Cæcilia oxyura;* chez la *Cæcilia compressicauda*, Peters (n° 108) n'a pu trouver aucune trace de fente branchiale, mais il a observé chez les larves enfermées dans l'utérus de la mère, deux branchies vésiculaires allongées.

(93) Ch. van Bambeke. Recherches sur le développement du Pélobate brun (*Mémoires couronnés, etc., de l'Acad. roy. de Belgique*, 1868).

(94) Ch. van Bambeke. Recherches sur l'embryologie des Batraciens (*Bulletin de l'Acad. roy. de Belgique*, 1875).

(95) Ch. van Bambeke. Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens (*Archives de Biologie*, I. 1880).

(96) K. E. von Baer. Die Metamorphose des Eies der Batrachier (*Müller's Archiv*, 1834).

(97) B. Benecke. Ueber die Entwicklung des Erdsalamanders (*Zoologischer Anzeiger* 1880).

(98) S. F. Clarke. Development of *Amblystoma punctatum*. 1re part. Développement extérieur (*Studies from the Biological Laboratory of the Johns Hopkins University*, n° 2, 1880).

(99) H. Cramer. Bemerkungen üb. d. Zellenleben in d. Entwick. d. Froscheies (*Müller's Archiv*. 1848).

(100) A. Ecker. *Icones Physiolog.* 1851-1852.

(101) A. Götte. *Die Entwicklungsgeschichte der Unke*. Leipzig, 1875.

(102) C. K. Hoffmann. Amphibia. *Klassen u. Ordnungen d. Thierreichs*, 1873-1879.

(103) T. H. Huxley. Article Amphibia in *Encyclopædia Britannica*.

(104) A. Moquin-Tandon. Développement des Batraciens anoures (*Annales des Sciences naturelles*, 6e série, III, 1875).

(1) *Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVII. 1876.

(2) *Zeit. f. wiss. Zool.*, XXV, sup. 1875.

(3) *Archivio per la Zoologia, l'Anatomia e la Fisiologia* I. Gênes, 1861. Conf. Von Siebold. Ueber die geschlechtliche. Entwicklung der Urodelen-Larven (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVIII, 1877).

(105) G. Newport. On the impregnation of the Ovum in Amphibia (trois mémoires). (*Phil. Trans.* 1851-1853 et 1854.)

(106) W. K. Parker. On the structure and development of the Skull of the common Frog. (*Phil. Trans.*, CLXI. 1871.)

(107) W. K. Parker. On the structure and development of the Skull of the Batrachia (*Phil. Trans.*, 2e part., CXLVI. 1876.)

(108) W. C. H. Peters. Ueber die Entwicklung der Coecilien und besonders von *Coecilia compressicauda* (*Berlin. Monatsbericht*, p. 40, 1874).

(109) W. C. H. Peters. Ueber die Entwicklung der Coecilien (*Berlin Monatsbericht*, p. 486. 1875).

(110) J.-L. Prévost et J.-B. Dumas. Deuxième Mém. s. l. génération. Développement de l'œuf d. Batraciens (*Ann. Sc. nat.*, II. 1824).

(111) R. Remak. *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere*, 1850-1858.

(112) M. Rusconi. *Développement de la Grenouille commune depuis le moment de sa naissance jusqu'à son état parfait*, 1826.

(113) M. Rusconi. *Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre*, 1851.

(114) W.-B. Scott et H.-F. Osborn. On the early development of the common Newt (*Quart. J. of Micr. Science*, XXIX. 1879).

(115) S. Stieckeb. Entwicklungsgeschichte von *Bufo cinereus* (*Sitz. d. kaiserl. Akad. zu Wien*, 1860).

(116) S. Stieckeb. Untersuchungen über die ersten Anlagen in Batrachier-Eier (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XI. 1861).

CHAPITRE VIII

OISEAUX

INTRODUCTION.

Les variations dans les caractères du développement embryonnaire chez les Amniotes, sont beaucoup moins importantes que chez les Ichthyopsidiens. Il y a, il est vrai, dans l'histoire des premiers phénomènes du développement des Mammifères, quelques caractères très spéciaux, mais en dehors de cela, les embryons de tous les groupes présentent une uniformité si frappante, qu'il serait, dans un grand nombre de cas, difficile d'assigner à un jeune embryon, la classe à laquelle il appartient.

Parmi les Sauropsidiens, l'attention s'est portée, comme on le conçoit, sur les Oiseaux beaucoup plus que sur aucun autre groupe, et l'exposé de leur embryologie forme une introduction appropriée à cette partie de notre sujet. Pour la commodité de l'étudiant, plusieurs parties de l'histoire de leur développement seront traitées plus longuement que cela n'a été fait pour les groupes précédents.

Le développement des Oiseaux.

Un nombre comparativement petit de types d'Oiseaux a été étudié au point de vue embryologique ; le Poulet a été, à lui seul, l'objet d'une quantité d'observations disproportionnée, quoique, à une époque toute récente, le Canard, l'Oie, le Pigeon, l'Étourneau et un Perroquet (*Melopsittacus undulatus*), aient été aussi étudiés. Le résultat de ces investigations a été de montrer que les variations, dans les premiers phénomènes du développement des différents Oiseaux, sont relativement sans importance. Le Poulet commun servira de type dans les pages qui suivent, l'attention étant appelée, lorsque cela sera nécessaire, sur le développement des autres formes.

L'œuf de la Poule, lorsqu'il est saisi par l'extrémité étalée de l'oviducte, est un gros corps jaune entouré d'une membrane vitelline. Il est constitué principalement par des sphérules de vitellus nutritif de deux sortes appelées les unes vitellus jaune, les autres vitellus blanc. Les

sphérules du vitellus blanc forment au centre de l'œuf une petite masse qui est rattachée par un pédoncule grêle à la surface où elles s'étalent en un disque en forme d'entonnoir, dont les bords se prolongent eux-mêmes en une couche mince, sur toute la surface de l'œuf. La plus grande partie de l'œuf est formée de vitellus jaune. Le vitellus jaune consiste en grosses sphères délicates, remplies de fines granulations

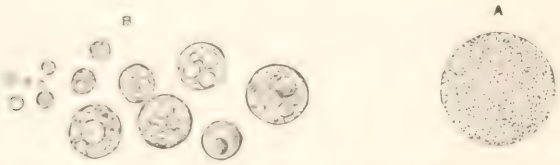


Fig. 91. — Éléments vitellins de l'œuf de la Poule. — A, vitellus jaune. — B, vitellus blanc.

(fig. 93 A), tandis que le vitellus blanc est formé de vésicules plus petites que les sphères du vitellus jaune, dans lesquelles on observe un nombre variable de corps très réfringents (fig. 92 B).

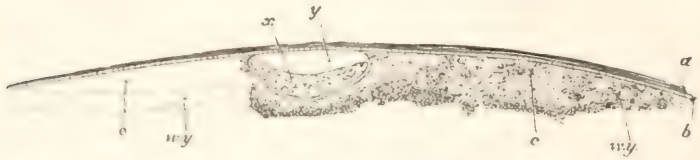


Fig. 94. — Coupe du disque germinatif de l'œuf ovarique de Poule à l'état de maturité encore contenu dans sa capsule (*).

Outre le vitellus, il existe dans l'œuf une petite région protoplasmique contenant les restes de la vésicule germinative, qui forme le disque germinatif (fig. 94). Elle recouvre le disque infundibiliforme du vitellus blanc, avec lequel elle se continue sans ligne de démarcation nette. Elle contient de nombreuses petites sphérules de la même nature que les plus petites sphérules du vitellus blanc.

La fécondation s'effectue à l'extrémité supérieure de l'oviducte.

Dans son passage dans l'oviducte, l'œuf reçoit graduellement ses enveloppes accessoires sous forme d'albumen, de membrane coquillière et de coquille (fig. 95).

La segmentation débute dans la partie inférieure de l'oviducte,

(*) *a*, tissu conjonctif de la capsule de l'œuf. — *b*, épithélium de la capsule à la surface interne du [illegible] et appliquée à la membrane vitelline. — *c*, substance granuleuse du disque germinatif qui formera le blastoderme (cette partie est mal représentée dans la figure; dans les coupes qui ont été durcies dans l'acide chromique, elle consiste en fines granulations). — *wy*, vitellus blanc passant insensiblement à la substance [illegible] granuleuse du disque. — *x*, vésicule germinative entourée d'une membrane [illegible] mais [illegible]. — *y*, espace originellement rempli par la vésicule germinative avant son retrait.

un peu avant que la coque commence à se former. Elle est mésoblastique, étant limitée au disque germinatif que les premiers sillons ne

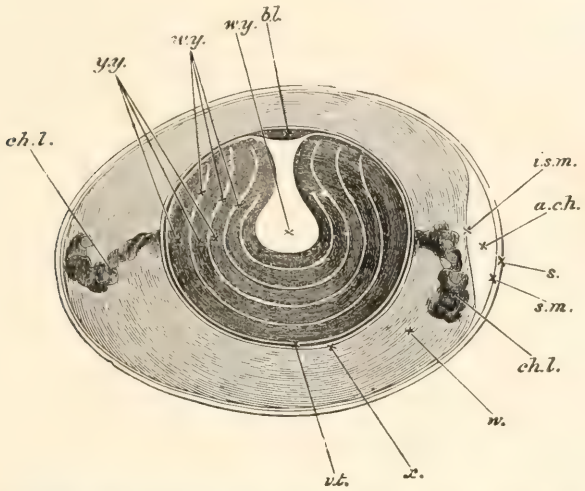


Fig. 95. — Coupe diagrammatique d'un œuf de Poule non couvé (modifié d'après Allen Thomson) (*).

traversent cependant pas dans toute son épaisseur. Il est particulièrement remarquable qu'elle est toujours un peu asymétrique (Kölliker),

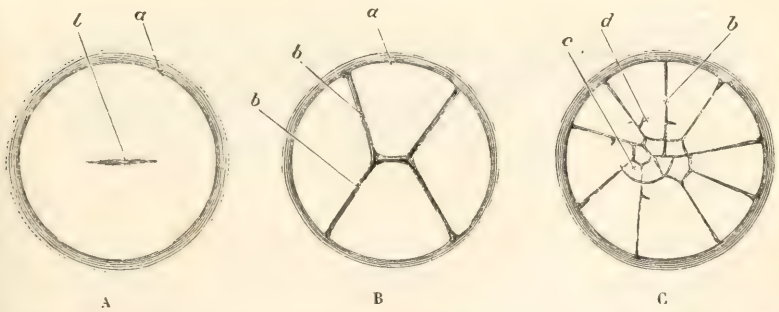


Fig. 96. — Vue de face des premiers stades de la segmentation de l'œuf de Poule (d'après Coste) (**).

caractère qui n'est pas représenté dans la figure 96 copiée d'après Coste. Cette absence de symétrie fait que les cellules d'un côté du dis-

(*) *bl*, blastoderme. — *w.y*, vitellus blanc consistant en une masse centrale pyriforme et un certain nombre de couches concentriquement disposées alentour. — *y.y*, vitellus jaune. — *vt*, membrane vitelline. — *x*, couche d'albumine plus fluide entourant immédiatement le vitellus. — *w*, Albumen consistant en couches alternativement plus denses et plus fluides. — *ch.l*, chalaze. — *a.ch*, chambre à air à la grosse extrémité de l'œuf ; cette chambre n'est qu'un espace libre entre les deux lames de la membrane coquillière. — *i.s.m*, lame interne de la membrane coquillière. — *s m* lame externe de la membrane coquillère. — *s*, coquille.

(**) *a*, bord du disque germinatif. — *b*, sillon vertical. — *c*, petit segment central. — *d*, segment périphérique plus gros.

que germinatif, sont plus grosses que celles de l'autre côté ; mais les relations du disque avec l'axe de l'embryon ne sont pas connues. Dans les stades avancés, la segmentation est irrégulière et non limitée à la surface, et vers sa terminaison, le disque prend une forme un peu lenticulaire et est formé de segments qui sont plus petits au centre et augmentent de volume vers la périphérie (fig. 97 et 98). Les segments superficiels, au centre du disque germinatif, sont, en outre, plus petits que ceux situés plus profondément et plus ou moins séparés en une couche distincte (fig. 98).

Fig. 97. — Vue de face du disque germinatif de l'œuf de Poule à un stade avancé de la segmentation (*).

Dans la suite du développement, la segmentation s'arrête au centre,

Fig. 98. — Coupe du disque germinatif de l'œuf de Poule aux derniers stades de la segmentation (**).

mais continue à la périphérie, de sorte que les cellules périphériques finissent par être de même dimension que celles du centre. Au moment

(*) [illegible] de segmentation centrales. — *b*, segments plus gros en dehors des premiers. — *c*, [illegible] ne sont incomplètement circonscrits. — *e*, bord du disque germinatif.

(**) Cette coupe qui représente un peu plus de la moitié de la largeur du blastoderme (la ligne médiane est indiquée par le point *c*) montre que les parties supérieure et centrale du disque se segmentent plus vite que les parties inférieures et périphériques. A la périphérie, les segments sont très gros [illegible] et il est probable que tous en possèdent un. La plupart des segments sont remplis de sphérules très réfringentes, mais ces sphérules sont plus nombreuses dans certaines cellules (particulièrement les grosses cellules voisines du vitellus) que dans les autres. Dans la partie centrale du blastoderme, les cellules supérieures ont commencé à former une couche distincte. Il n'existe pas de cavité de segmentation.

a, grosse cellule périphérique. — *b*, cellules plus grosses des parties inférieures du blastoderme. — *c*, [illegible] du blastoderme. — *e*, bord du blastoderme adjacent au vitellus blanc. — *w*, vitellus blanc.

de la ponte (fig. 99), la couche superficielle des segments forme une membrane distincte, l'épiblaste, constituée par une seule rangée de cellules columnaires (*ep*). Les segments inférieurs ou hypoblastiques sont plus gros, dans quelques cas beaucoup plus gros, que ceux de l'épiblaste et sont si granuleux que leurs noyaux ne peuvent se voir qu'avec difficulté. Ils forment une masse un peu irrégulière, de plusieurs couches de cellules, plus épaisse à la périphérie qu'au centre; ils reposent sur un lit de vitellus blanc, dont ils sont, sur certains points, séparés par une cavité plus ou moins développée, qui est probablement remplie de substance vitelline fluide en train d'être absorbée. Dans ce lit de vitellus blanc, on voit des noyaux vitellins qui ont le même caractère et le même rôle général que chez les Élasmobranches; ils sont en général plus nombreux dans le voisinage de la périphérie épaissie du blastoderme, que partout ailleurs. De gros corps sphériques particuliers se rencontrent au milieu des cellules du feuillet profond, qui ressemblent superficiellement aux cellules qui les entourent et ont été appelés cellules formatrices (Voy. Forster et Balfour, n° 126). Leur nature réelle est encore très douteuse, et bien que quelques-uns soient sans aucun doute de véritables cellules, d'autres ne sont peut-être que des masses nutritives de vitellus. Dans une vue de face, le blastoderme, ainsi qu'on peut appeler le disque germinatif segmenté, se montre comme un disque circulaire, dont la partie centrale se distingue de la partie périphérique par sa transparence plus grande et forme ce qu'aux stades plus avancés on appelle l'*area pellucida*, aire pellucide ou aire transparente. L'anneau blastodermique étroit et plus sombre qui entoure l'area pellucida est le commencement de l'*area opaca*, ou aire opaque.

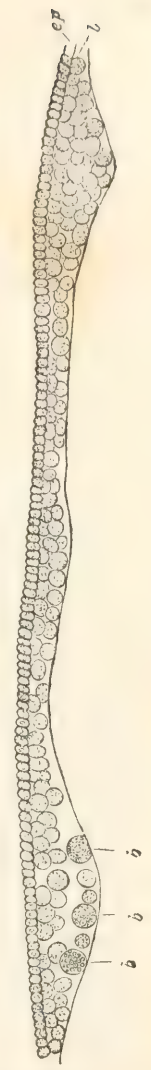


Fig. 99. — Coupe du blastoderme d'un œuf de Poule au commencement de l'incubation (*).

Comme résultat de l'incubation, le blastoderme subit une série de changements qui aboutissent à la formation définitive des trois feuillets germinatifs, et à l'établissement

(*) Le mince épiblaste *ep*, formé de cellules columnaires, repose sur la couche inférieure incomplète *l*, formée de cellules hypoblastiques plus grosses et plus granuleuses. La couche inférieure est plus épaisse en certains points qu'en d'autres et est particulièrement épaisse à la périphérie. La ligne tracée au-dessous de la couche inférieure indique la limite supérieure du vitellus blanc. On voit en *b* les grosses cellules dites formatives au-dessus du vitellus blanc. La figure n'intéresse pas toute la largeur du blastoderme, mais le lecteur comprendra que tant à droite qu'à gauche, l'épiblaste *ep* se continue plus loin que *l*, de sorte que tout au bord il repose directement sur le vitellus blanc.

des principaux systèmes d'organes de l'embryon. Les plus importants de ces changements s'accomplissent chez le Poulet pendant le premier jour et la première partie du second jour de l'incubation.

Il n'y a guère dans l'Embryologie de question qui ait été le sujet d'autant de controverses que le mode de formation des feuillets germinatifs chez le Poulet. Les divergences d'opinion des auteurs ont été déterminées en grande partie par les difficultés de l'observation, mais peut-être davantage encore par le fait qu'un grand nombre d'observations ont été faites à une époque où les méthodes de coupes étaient très inférieures à celles actuellement en usage. Le sujet en lui-même est d'ailleurs loin d'avoir une importance proportionnée à l'attention qui lui a été accordée. Les caractères de la formation des feuillets chez les Sauropsidiens sont dérivés secondairement de ceux des Ichthyopsidiens, et n'ont que peu d'importance dans les questions générales sur la nature et l'origine des feuillets germinatifs. Dans l'exposé qui suit, j'ai évité autant que possible la discussion des points en controverse. Mes descriptions sont fondées en général sur mes observations personnelles, en particulier sur des recherches récentes poursuivies en collaboration avec mon élève, M. Deighton.

C'est à Kölliker (n° 135) et à Gasser (n° 127) que sont dus les plus importants des progrès récents de nos connaissances. Kölliker, dans son grand ouvrage sur l'Embryologie, a établi d'une manière définie les rapports essentiels entre la ligne primitive et la formation du mésoblaste; mais, quoique confirmant ses descriptions à ce sujet, je suis obligé de différer de lui sur quelques autres points.

L'ouvrage de Gasser, particulièrement la partie qui a trait aux communications de la cavité neurale avec la cavité digestive qu'il a été le premier à découvrir, est très précieux.

Le blastoderme augmente peu à peu de dimensions et s'étend sur le vitellus, son extension étant surtout due à l'accroissement du diamètre

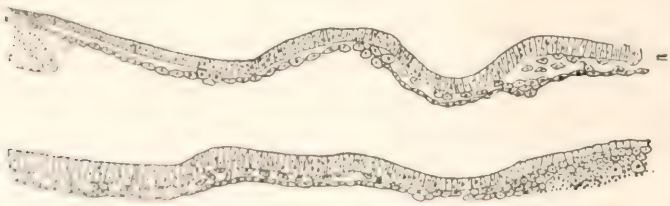


Fig. 109. — Coupe transversale du blastoderme d'un Poulet avant l'apparition de la ligne primitive (*).

de l'aire opaque qui, en même temps, devient plus distinctement séparée de l'aire pellucide. L'aire pellucide prend peu à peu une forme ovale et en même temps se divise en une région postérieure opaque et

(*) L'épiblaste est représenté d'une manière un peu diagrammatique. Les traits = indiquent le point où se rattachent les deux moitiés de la coupe.

une région antérieure transparente. La portion opaque postérieure est appelée par quelques auteurs *bouclier embryonnaire* ou *tache embryonnaire*.

Pendant ces changements, l'épiblaste (fig. 100) devient épais de deux couches de cellules dans la plus grande partie de l'aire pellucide, tout en restant formé d'une seule couche dans l'aire opaque. Les sphères hypoblastiques irrégulières du blastoderme non incubé, s'aplatissent et s'unissent en une membrane hypoblastique définie (fig. 100). Entre cette membrane et l'épiblaste, il reste une série de cellules éparses (fig. 100), qui ne peuvent cependant pas être considérées comme formant un feuillet défini entièrement distinct de l'hypoblaste. Elles sont presque entièrement limitées à la portion postérieure de l'aire pellucide et déterminent l'opacité de cette partie.

Au bord de l'aire pellucide, l'hypoblaste se continue avec un rebord

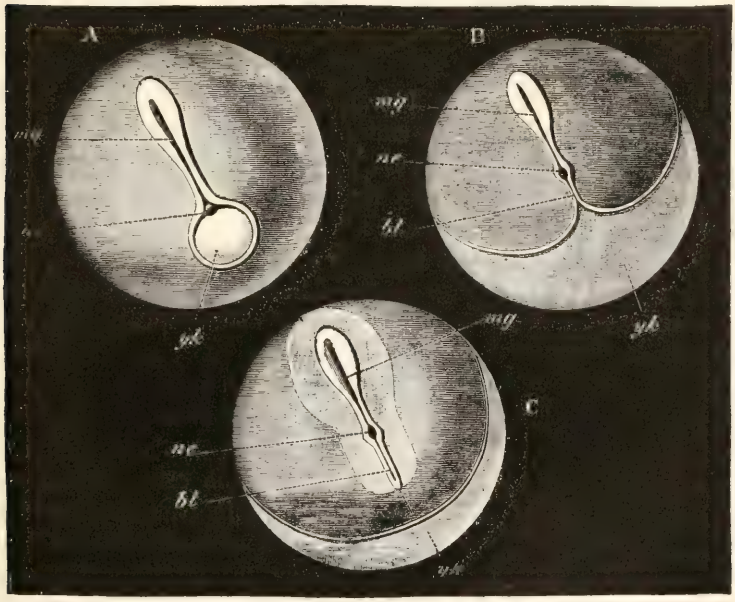


Fig. 101. — Diagrammes montrant la position du blastopore et les relations de l'embryon et du vitellus dans divers types d'œufs mésoblastiques de Vertébrés (*).

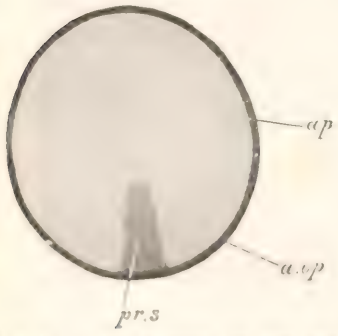
épaissi de substance sous-jacente à l'épiblaste et dérivée de l'épaisissement marginal originel du blastoderme et du vitellus sous-jacent. Il est principalement formé de granulations vitellines englobant un

(*) A, type de la Grenouille. — B, type des Élasmobranches. — C, Vertébrés amniotes.
mg, plaque médullaire. — *ne*, canal neurentréique. — *bl*, portion du blastopore adjacente au canal neurentérique. En B cette partie du blastopore est formée par les bords du blastoderme se réunissant et formant une bande linéaire en arrière de l'embryon, et en C elle constitue la formation appelée la ligne primitive. — *yk*, portion du vitellus non encore recouverte par le blastoderme.

nombre variable de cellules et de noyaux. On l'appelle la *muraille germinative* ; il est décrit plus en détail aux pp. 150, 152.

Les premiers changements qui ont lieu ensuite aboutissent à la différenciation complète des feuillets embryonnaires, processus intimement lié avec l'apparition d'une formation appelée la *ligne primitive*. La signification de cette formation et ses relations avec l'embryon ne peuvent bien se comprendre que par une comparaison avec le développement des formes déjà décrites. Le trait caractéristique le plus frappant de la formation de l'embryon d'Oiseau, comme des embryons de tous les Amniotes, consiste en ce que *ces embryons ne sont pas situés au bord du blastoderme, mais près de son centre*. En arrière de l'embryon, il y a cependant une formation particulière, qui n'est autre que la ligne primitive dont il vient d'être parlé, c'est-à-dire un corps linéaire occupant la région postérieure du blastoderme. Ce corps, dont la nature sera plus complètement expliquée dans le chapitre consacré au développement comparatif des Vertébrés, est en réalité une portion rudimentaire du blastopore, de la même nature que la bande linéaire formée derrière l'embryon des Élasmobranches par la coalescence des bords du blastoderme (voy. p. 61), quoiqu'elle ne se forme pas chez les Amniotes par un processus ontogénique comparable à la coalescence des Élasmobranches. Les relations du blastopore chez les Élasmobranches et les Oiseaux, sont représentées dans les figures B et C du diagramme (fig. 101).

En décrivant en détail les changements ultérieurs, nous pouvons d'abord limiter notre attention à l'aire pellucide. Pendant qu'elle prend graduellement une forme ovale, l'opacité postérieure fait place à une traînée médiane très foncée qui, partant du bord postérieur de l'aire, s'étend en avant à quelque distance (fig. 102). C'est là le premier rudiment de la ligne primitive. Dans la région antérieure, le blastoderme n'est encore formé que de deux feuillets, mais dans la région de la ligne primitive elle-même, sa structure est très modifiée. La figure 103 en montre les caractères les plus importants, cette figure montre que la portion médiane du blastoderme s'est beaucoup épaissie, ce qui détermine l'opacité de la ligne primitive par une prolifération aux dépens de l'épiblaste de cellules arrondies. Dans la très jeune ligne primitive, dont la figure 103 représente une coupe, les cellules arrondies sont



102. — Aire pellucide d'un très jeune blastoderme. — Il montre la ligne primitive en première apparition (*).

* pr.s, ligne primitive. — ap, aire pellucide. — a.p, aire opaque.

encore partout en continuité avec l'épiblaste, mais forment cependant le rudiment de la plus grande partie d'une lame de mésoblaste qui va bientôt se constituer dans cette région.

Outre les cellules qui dérivent évidemment de l'épiblaste, il y a certaines autres cellules (voy. fig. 103) immédiatement adjacentes à

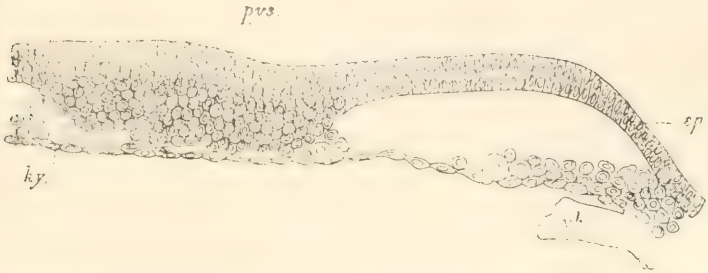


Fig. 103. — Coupe transversale d'un blastoderme du même âge à peu près que celui représenté dans la figure 102 montrant la première différenciation de la ligne primitive (*).

l'hypoblaste, qui me paraissent être dérivées des cellules interposées entre l'épiblaste et l'hypoblaste qui déterminaient l'opacité postérieure du blastoderme au stade précédent. A mon avis, ces cellules prennent aussi part à la formation du futur mésoblaste.

Le nombre et la distribution de ces cellules sont sujets à des variations considérables. Dans un bon nombre de cas, elles sont entièrement rassemblées dans la ligne primitive, et font défaut dans les parties latérales du blastoderme. Elles forment alors une couche qui ne peut se distinguer que difficilement des cellules dérivées de l'épiblaste par de légères différences dans la fixation des matières colorantes et par la présence d'une proportion considérable de grosses cellules granuleuses. C'est, je crois, par l'étude de blastodermes de ce genre que Kölliker a été conduit à refuser aux cellules intermédiaires du stade précédent toute part dans la formation du mésoblaste. Dans d'autres cas dont la figure 103 est un exemple typique, ces cellules sont plus largement répandues. Suivre avec une certitude absolue leur histoire et prouver qu'elles entrent dans le mésoblaste est, je le crois, impossible par la méthode des coupes, et je laisse au lecteur à juger jusqu'à quel point les faits exposés dans la suite sont suffisants pour justifier mon opinion à ce sujet.

Dans le cours de la suite du développement, l'aire pellucide devient bientôt pyriforme, l'extrémité étroite étant en arrière. La ligne primitive (fig. 104) augmente considérablement de longueur de façon à occuper à peu près les deux tiers de l'axe du blastoderme ; mais son extrémité postérieure, dans beaucoup de cas, ne s'étend pas jusqu'à

(*) La coupe passe à peu près par le milieu de la ligne primitive. — *pvs*, ligne primitive. — *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste. — *yk*, vitellus de la muraille germinative.

la limite postérieure de l'aire pellucide. La ligne médiane de la ligne primitive vient à se creuser d'un sillon peu profond, appelé la *gouttière primitive*.

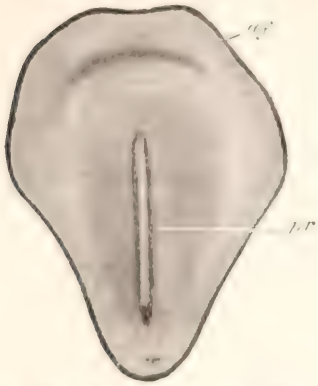


Fig. 104. — Vue de l'aire pellucide d'un blastoderme de Poulet peu après la formation de la gouttière primitive (*).

Pendant ces changements dans l'apparence extérieure, il naît des côtés de la ligne primitive deux expansions latérales de cellules mésoblastiques qui s'étendent peu à peu jusqu'à atteindre les côtés de l'aire pellucide (fig. 105). Le mésoblaste reste encore attaché à l'épiblaste le long de la ligne primitive. Beaucoup de coupes de la ligne primitive pratiquées pendant cette extension, donnent l'impression d'une involution du mésoblaste aux lèvres d'un repli et confirment ainsi l'hypothèse émise plus haut que la ligne primitive est le rudiment des lèvres soudées du blastopore. L'hypoblaste sous-jacent à la ligne primitive est toujours entièrement indépendant du mésoblaste situé au-dessus de lui, quoique y étant bien plus intimement rattaché sur la ligne médiane que sur les côtés. La partie du mésoblaste que je crois être dérivée de l'hypoblaste primitif, peut généralement être reconnue d'une manière distincte. Dans un grand nombre de cas, particulière-

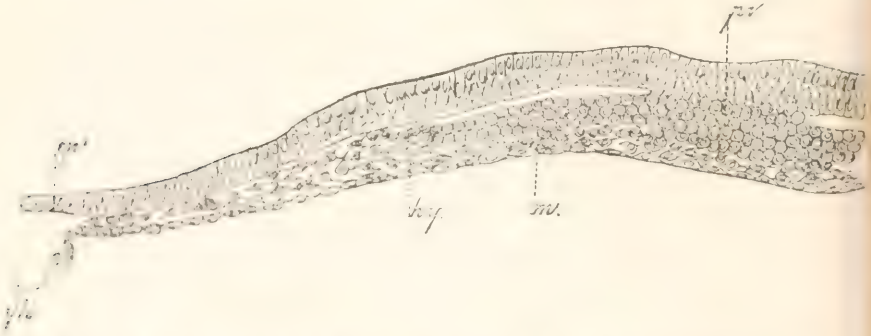


Fig. 105. — Coupe transversale de l'extrémité antérieure de la ligne primitive d'un blastoderme du même âge que celui de la figure 104 (**).

ment à l'extrémité antérieure de la ligne primitive, il forme comme dans la figure 105 une couche distincte de cellules étoilées, absolument

(*) pr, ligne primitive avec la gouttière primitive. — af, repli amniotique.
La partie ombrée autour de la ligne primitive montre l'extension du mésoblaste.
(**) pr, ligne primitive. — mé, mésoblaste. — ep, épiblaste. — hy, hypoblaste. — yh, vitellus de la muraille germinative.

différentes des cellules arrondies de l'involution mésoblastique de la ligne primitive.

Dans la région antérieure à la la ligne primitive, où la première trace de l'embryon apparaîtra bientôt ; les feuillets ne subissent pas à l'origine de changements importants, si ce n'est que l'hypoblaste devient un peu plus épais. Bientôt cependant, comme on le voit en coupe lon-

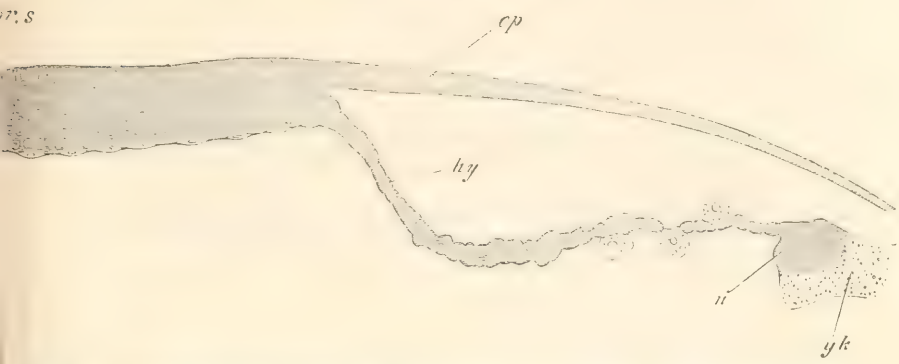


Fig. 106. — Coupe longitudinale menée par la ligne axiale de la ligne primitive et la partie du blastoderme antérieure à elle, sur un embryon de Poulet un peu plus jeune que celui de la figure 107 (*).

gitudinale dans la figure 106, l'hypoblaste, sur la ligne axiale, devient continu en arrière avec l'extrémité antérieure de la ligne primitive. Ainsi, à ce point qui est la future extrémité postérieure de l'embryon, le mésoblaste, l'épiblaste et l'hypoblaste se réunissent exactement comme ils le font dans tous les types d'Ichthyopsidiens.

Bientôt après, à un stade un peu plus avancé que celui représenté dans la figure 104, un changement important se produit dans la cons-

Fig. 107. — Coupe transversale de la région embryonnaire d'un blastoderme de Poulet un peu avant la formation de la gouttière médullaire et de la notochorde (**).

titution de l'hypoblaste en avant de la ligne primitive. Les cellules arrondies dont il est d'abord composé (fig. 106), se disposent en une

(*) *pr.s*, ligne primitive. — *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste de la région antérieure à la ligne primitive. — *n*, noyaux. — *yk*, vitellus de la muraille germinative.

(**) *m*, ligne médiane de la coupe. — *ep*, épiblaste. — *l.l*, cellules du feuillet profond (hypoblaste primitif) non encore complètement différencié en mésoblaste et hypoblaste. — *n*, noyaux de la muraille germinative.

couche unique formée d'une seule rangée d'éléments plus ou moins aplatis, l'hypoblaste et une couche située entre l'hypoblaste et l'épiblaste, et formée de plusieurs rangées d'éléments étoilés, le mésoblaste (fig. 107). La séparation de ces deux feuillets est d'abord à peine apparente, et avant qu'elle soit devenue bien marquée, surtout sur la ligne médiane, une ligne axiale opaque fait son apparition sur les vues de face, se continuant en avant à partir de l'extrémité antérieure de la ligne primitive pour se terminer tout d'un coup à un repli semi-circulaire, le futur repli céphalique, près de l'extrémité antérieure de l'aire

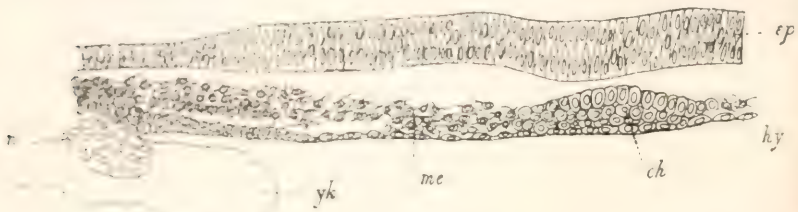


Fig. 105. — Coupe transversale de la région embryonnaire du blastoderme d'un Poulet au moment de la formation de la notochorde, mois avant l'apparition de la gouttière médullaire (*).

pellucide. Sur une coupe (fig. 105), on voit que cette ligne opaque est due à une concentration spéciale de cellules sous la forme d'un cordon, le commencement de la notochorde (*ch*). Dans quelques cas, la notochorde à son apparition, reste attachée à l'hypoblaste, tandis que le mésoblaste est bien distinct sur les côtés (Voy. fig. 103) et se forme par conséquent de la même manière que chez la plupart des Ichthyopsidiens, tandis que dans d'autres cas, et probablement toujours chez l'Oie (Gasser, n° 127), la notochorde paraît se différencier dans la couche mésoblastique déjà séparée. Dans tous les cas, *la notochorde et l'hypoblaste sous-jacent s'unissent avec l'extrémité antérieure de la ligne primitive* avec laquelle se continuent également deux plaques latérales du mésoblaste.

De ce qui vient d'être dit, il résulte que dans la région de l'embryon, le mésoblaste se forme comme deux plaques latérales séparées de l'hypoblaste, et la notochorde comme une plaque médiane en même temps que le mésoblaste avec lequel elle peut quelquefois être continue à l'origine.

Kölliker soutient que le mesoblaste de la région de l'embryon dérive d'une extension en avant du mésoblaste de la ligne primitive. Il n'y a pas d'objection théorique à faire à cette opinion, et je crois qu'il serait impossible de prouver d'une manière certaine par des coupes s'il y a, ou non, une extension telle que

(*) [illegible] — hy, hypoblaste. — [illegible] mesoblaste. — n, noyaux de la [illegible]

celle qu'il décrit, mais des coupes comme celle représentée dans la figure 107 (et, j'ai des séries de coupes semblables fournies par plusieurs embryons) me paraissent être concluantes en faveur de l'opinion que le mésoblaste de la région de l'embryon est en grande partie dérivé d'un différenciation de l'hypoblaste primitif. Je suis cependant porté à croire que quelques-unes des cellules mésoblastiques de la région embryonnaire ont l'origine que Kölliker assigne à toutes.

Quant au mésoblaste de la ligne primitive, dans une description purement objective comme celle donnée plus haut, il peut être décrit comme dérivant, pour la plus grande partie, de l'épiblaste. Mais si l'on admet que la ligne primitive correspond au blastopore, il est évident pour l'embryologiste comparateur que le mésoblaste auquel elle donne naissance dérive en réalité des lèvres du blastopore comme dans tant d'autres cas, et que le décrire sans explication comme naissant de l'épiblaste donnerait une idée erronée de la nature réelle du processus.

On peut dire que la différenciation de l'embryon commence avec la formation de la notochorde et des plaques latérales du mésoblaste. Bientôt après la formation de ces organes, la portion axiale de l'épiblaste, au-dessus de la notochorde et en avant de la ligne primitive, qui est un peu plus épaisse que les portions latérales se différencie en une plaque médullaire distincte dont les côtés forment deux replis,

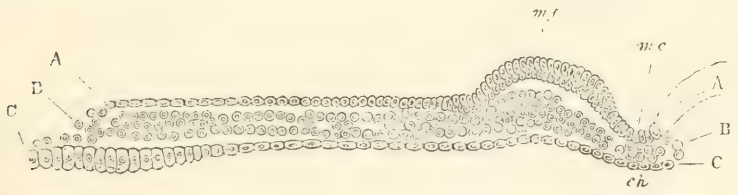


Fig. 109. — Coupe transversale d'un blastoderme après 28 heures d'incubation (*).

les replis médullaires ou lames dorsales limitant entre eux une gouttière médullaire (fig. 109).

En avant les deux replis médullaires se rejoignent; en arrière au contraire, ils s'atténuent et embrassent entre eux l'extrémité antérieure de la ligne primitive. Après la formation des replis médullaires, l'embryon prend une forme qui n'est pas sans ressembler à celle des embryons de beaucoup d'Ichthyopsidiens à un stade correspondant. L'apparence de l'embryon et ses rapports avec les parties environnantes est représentée d'une manière un peu diagrammatique dans la figure 107. La ligne primitive se termine maintenant en un renflement antérieur (non représenté dans la figure) et est d'ordinaire asymé-

(*) La coupe passe par la gouttière médullaire *mc*, à quelque distance en arrière de son extrémité antérieure.

A, épiblaste. — B, mésoblaste. — C, hypoblaste.

mc, gouttière médullaire. — *mf*, repli médullaire. — *ch*, notochorde.

trique. Dans la plupart des cas son axe est plutôt la continuation du repli gauche, ou quelquefois du repli droit que de la gouttière médullaire. Dans les coupes, son extrémité antérieure apparaît comme un bourrelet sur un côté ou sur le milieu du plancher de l'extrémité dilatée de la gouttière médullaire.

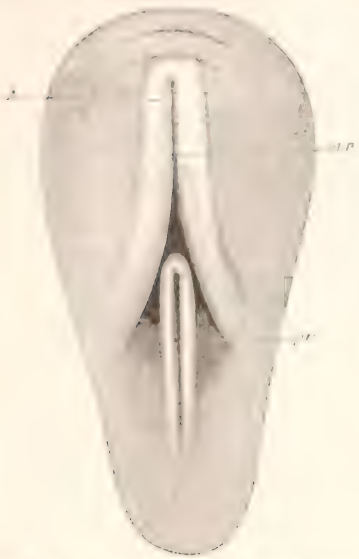


Fig. 146. — Vue de face de l'aire pellucide d'un bouteillane de 18 heures.[1]

Le mésoblaste et l'hypoblaste de l'aire pellucide ne donnent pas naissance à la totalité de ces deux feuillets dans l'aire opaque ambiante, mais tout l'hypoblaste de l'aire opaque et une grande partie du mésoblaste, peut-être même un peu de l'épiblaste, tirent leur origine des matériaux particuliers déjà décrits qui forment la muraille germinative et sont en continuité avec l'hypoblaste au bord de l'aire opaque (Voy. fig. 99, 102, 105, 106, 107, 108).

La nature exacte de ces matériaux a été l'objet de nombreuses discussions, dans lesquelles je n'ai pas l'intention d'entrer; mais voici les résultats de mes propres observations. La muraille germinative consiste d'abord, comme on l'a vu plus haut, dans les cellules inférieures du bord épaissi du blastoderme et la substance vitelline avec noyaux sous-jacente. Pendant la période antérieure à la formation de la ligne primitive, l'épiblaste s'étend lui-même sur le vitellus en partie, semble-t-il, aux dépens des cellules de la muraille germinative et peut-être même des cellules formées autour des noyaux de cette partie. Ce mode d'extension de l'épiblaste est très semblable à celui des gastrulas épiboliques de beaucoup d'Invertébrés, de la Lamproie, etc., mais je ne saurais dire jusqu'à quel point ce processus se continue dans la suite de l'extension de l'épiblaste. Les cellules de la muraille germinative, qui sont d'abord bien séparées inférieurement du vitellus, sont peu à peu absorbées dans l'accroissement de l'hypoblaste, et le reste des cellules et du vitellus se mélangent pour constituer une formation composée qui reste continue

[1] [illegible] n'est pas représentée, le contour extérieur de la figure indique les limites de l'aire [illegible].

A la partie postérieure de l'aire pellucide on voit la gouttière primitive *pr* dont les parois presque parallèles [illegible] et se rencontrent en avant de façon à former à la [illegible] vers le milieu de la longueur de l'aire pellucide.

[illegible] de la ligne primitive [illegible] la gouttière [illegible] avec les replis médullaires A. Ceux-ci [illegible] de chaque côté de la ligne primitive, en avant ils s'incurvent et se rencontrent près d'une ligne courbe qui représente le repli céphalique.

La [illegible] et correspondant à la première est le commencement du repli [illegible].

à son bord interne avec l'hypoblaste. Cette formation est ce que l'on décrit d'ordinaire comme la muraille germinative. Elle est principalement formée de granulations vitellines avec nombreux noyaux englobant un nombre variable de grosses cellules. Les noyaux forment une couche spéciale immédiatement au-dessous de l'épiblaste, quelques-uns sont probablement entourés d'un corps cellulaire défini. Une masse spéciale de noyaux (Voy. fig. 105 et 108, *n*) se montre d'ordinaire au point d'union de l'hypoblaste et de la muraille germinative.

La muraille germinative à ce stade correspond sous beaucoup de rapports à la substance granuleuse qui forme un cercle sous le bord du blastoderme chez les Téléostéens.

Elle conserve ces caractères jusque près de la fin du premier jour de l'incubation, c'est-à-dire jusque après l'établissement de plusieurs somites mésoblastiques. Elle devient alors plus distinctement séparée du vitellus sous-jacent et ses parties constituantes changent considérablement de caractère. La muraille tout entière devient beaucoup moins granuleuse; elle est alors formée principalement de grosses vésicules qui prennent souvent une disposition en palissade et contiennent des balles granuleuses, des sphérules de vitellus blanc, et à un stade précoce une grande quantité de matière granuleuse (Voy. fig. 123). Ces corps ont quelque ressemblance avec des cellules et ont été regardés comme tels par Kölliker (n° 135) et Virchow (n° 150); ils ne renferment cependant rien qui puisse être considéré comme un noyau. Entre elles on peut toutefois aisément voir des noyaux dans les spécimens durcis dans l'acide picrique et colorés à l'hématoxyline (ces noyaux ne sont pas représentés dans la figure 120). Ces noyaux sont à peu près du même diamètre que ceux des cellules hypoblastiques et sont entourés d'une mince couche de protoplasma granuleux qui est en continuité avec une trame de protoplasma granuleux enveloppant les vésicules qui viennent d'être décrites. La muraille germinative est encore en continuité avec l'hypoblaste à son bord; et près du point d'union des deux, l'hypoblaste form-d'abord une couche d'une ou deux rangées de cellules médiocrement colume naires et en continuité directe avec la muraille germinative ; plus tard il consiste d'ordinaire en une masse de cellules plus arrondies situées au-dessous du bord interne et un peu abrupt de la muraille germinative.

La muraille germinative donne certainement naissance aux cellules hypoblastiques qui se multiplient surtout à ses dépens. Elles apparaissent au bord de l'aire pellucide et à leur première formation sont nettement columnaires et enveloppent dans leur protoplasma une des petites vésicules de la muraille germinative.

Dans les stades plus avancés (au quatrième jour et au delà) la muraille germinative tout entière est décrite comme se résolvant en cellules hypoblastiques columnaires formées chacune principalement d'une des vésicules dont il a été parlé. Après le commencement de la formation de l'embryon, le mésoblaste se constitue au bord interne de l'aire opaque entre la muraille germinative et l'épiblaste, et donne naissance au tissu qui doit former l'aire

(1) La présence de nombreux noyaux dans la muraille germinative a été, je crois, nettement prouvée pour la première fois par His (n° 132). Je ne peux cependant pas accepter le plus grand nombre de ses interprétations.

vasculaire. Il semble probable que le mésoblaste de cette région dérive surtout des cellules formées autour des noyaux de la muraille germinative qui sont d'ordinaire particulièrement serrés immédiatement au-dessous de l'épiblaste. Disse (n° 122) a surtout réuni des faits en faveur de cette opinion que confirment également mes propres observations.

Les somites mésoblastiques commencent à se former dans les plaques latérales du mésoblaste avant la fermeture des replis médullaires. Le premier somite apparaît près de l'extrémité antérieure de la ligne primitive, mais le suivant est décrit comme se constituant en avant de celui-ci, de sorte que le premier somite formé correspond à la seconde vertèbre permanente (1). La région de l'embryon antérieure au second somite formé (la plus grande partie de l'embryon à l'origine), est la région céphalique. Les somites, à partir du second, se forment régulièrement d'avant en arrière aux dépens de la partie postérieure non segmentée de l'embryon qui s'allonge rapidement pour fournir les matériaux nécessaires (fig. 111). Comme les somites gardent pendant les premiers stades du développement une largeur à peu près constante, leur nombre indique suffisamment la longueur du tronc. Par l'accroissement de l'embryon la ligne primitive est reportée en arrière d'une manière continue, l'allongement de l'embryon s'effectuant toujours entre l'extrémité antérieure de la ligne primitive et le dernier somite; et pendant ce processus la ligne primitive subit des changements importants soit en elle-même, soit dans ses rapports avec l'embryon. Sa portion antérieure renflée, embrassée par les replis médullaires divergents se distingue bientôt par sa structure de la portion postérieure et située symétriquement par rapport à l'axe de l'embryon (fig. 111 *a.pr.*), et en même temps les replis médullaires qui sont d'abord simplement divergents de chaque côté de la ligne primitive, se recourbent en dedans et se rencontrent de façon à enserrer complètement la portion antérieure de la ligne primitive. La région de l'embryon d'Oiseau où les replis médullaires divergent, est appelée le sinus rhomboïdal, bien qu'elle n'ait aucun rapport avec la

FIG. 111. — [illegible] somites mésoblastiques [illegible].

(1) De nouvelles observations sont très désirables pour confirmer ce point généralement admis.

[illegible] — *p.p.*, portion postérieure.

formation désignée par ce nom chez l'adulte. Le sinus rhomboïdal est complètement constitué dans un embryon à dix somites, et la gouttière médullaire est convertie en un tube jusque près de l'extrémité antérieure du sinus rhomboïdal. Dans les stades suivants, la fermeture du canal médullaire s'étend au sinus rhomboïdal, et l'extrémité postérieure de l'embryon commence à se séparer du vitellus par un repli. Concurremment avec ces changements les côtés de la partie antérieure de la ligne primitive se renflent et donnent naissance à des protubérances caudales très apparentes dans lesquelles les feuillets de l'embryon sont confondus d'une manière indistincte. La portion postérieure en apparence de la ligne primitive, se replie en bas et en avant sur le côté ventral comme il sera plus particulièrement expliqué dans la suite.

Il convient de noter ici des formations remarquables qui apparaissent près du point d'union de la plaque neurale et de la ligne primitive ; je veux parler de passages provisoires conduisant de l'extrémité postérieure du canal neural dans le tube digestif. Ils varient un peu dans les différentes espèces d'Oiseaux, et il paraît que dans la même espèce, il peut y avoir plusieurs orifices de ce genre qui apparaissent l'un après l'autre, puis se referment. Ils ont été découverts pour la première fois par Gasser (n° 127). Dans tous les cas (1), ils contournent l'extrémité postérieure de la notochorde ou passent par le point où la notochorde s'unit à la ligne primitive.

Si la ligne primitive est, comme je le crois, formée par les lèvres du blastopore, il ne peut guère y avoir de doute que ces formations ne soient des rudiments en voie de disparition et sans fonctions de l'orifice du blastopore, ils viennent ainsi à l'appui de mon opinion sur la nature de la ligne primitive. La description détaillée qui suit prouve qu'ils correspondent en partie au canal neurentérique des Ichthyopsidiens. Jusqu'à ce que leurs relations aient été plus complètement établies, il n'est pas possible d'en donner une explicaplication plus précise.

D'après Braun (n° 120), on doit distinguer dans les Oiseaux trois communications indépendantes de ce genre qui sont le mieux développées chez le Canard. La première est un petit diverticule en forme d'entonnoir du canal neural qui traverse l'hypoblaste ; elle est visible chez un embryon à huit somites mésoblastiques et disparaît bientôt. La seconde, qui est la seule que j'aie observée moi-même, existe chez l'embryon de Canard, à trente-six somites mésoblastiques et est représentée dans la série de coupes (fig. 112). Ce passage dirigé obliquement en arrière et vers la face ventrale conduit de l'extrémité postérieure du tube neural dans la notochorde, au point où celle-ci rejoint la ligne primitive (B) ; un diverticule étroit de ce passage se prolonge en avant sur une faible distance dans l'axe de la notochorde (A,*ch*). Après avoir traversé la notochorde, le passage se continue avec un diverticule hypoblastique qui a une ouverture verticale dans la future lumière de la cavité digestive (C). Un peu en arrière du point où le canal neurentérique communique avec le tube neural, ce der-

(1) Cela ne paraît pas être le cas pour l'orifice antérieur chez le *Melopsittacus undulatus*, quoique ses relations ne soient pas très nettes dans la description de Braun (n° 120).

nier s'ouvre à la face dorsale et se prolonge à quelque distance en arrière en une gouttière à la surface de la ligne primitive (C). La partie de ce passage qui apparaît la première est le diverticule hypoblastique.

Ce passage ne reste pas longtemps ouvert, mais après sa fermeture lorsque l'extrémité caudale de l'embryon est détachée du vitellus, il s'établit un troisième passage qui conduit du canal médullaire clos dans l'intestin post-anal. Il est représenté d'une manière diagrammatique dans la figure 111, *ne*, et,

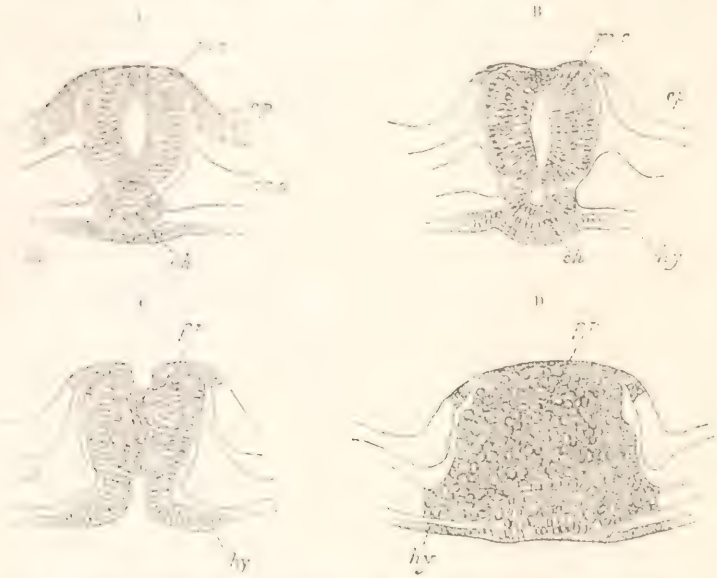


Fig. 111. — Quatre coupes transversales menées par le canal neurenterique et la partie voisine chez un embryon de Canard à vingt-six somites mésoblastiques (*).

comme le montre cette figure, a les mêmes relations que le canal neurentérique des Ichthyopsidiens.

Chez l'Oie, Gasser a décrit un passage qui apparaît lorsque les somites sont au nombre de quatorze ou quinze et persiste jusqu'à ce qu'ils soient au nombre de vingt-trois. Au delà de son orifice, le canal médullaire se continue en arrière comme un petit diverticule qui suit le cours de la gouttière primitive et paraît être formé par la conversion de cette gouttière en un canal. Il est d'abord ouvert à l'extérieur, mais se ferme bientôt, puis s'atrophie.

Chez le Poulet il y a une perforation du plancher du canal neural qui n'est pas aussi marquée que chez l'Oie ou le Canard et ne détermine jamais une continuité complète entre les cavités neurale et digestive, mais conduit simplement du plancher du canal neural dans les tissus des protubérances cau-

(*) A, coupe montrant le canal neurentérique montrant une lumière dans la notochorde.
B, coupe montrant que le canal qui lui communique le canal médullaire et la notochorde.
C, coupe montrant l'origine hypoblastique du canal neurentérique et la gouttière de la surface de la face dorsale qui conduit dans le canal médullaire.
D, ligne primitive immédiatement en arrière de l'orifice du canal neurenterique.
— *ch*, chorde. — *hy*, hypoblaste. — *ch*, notochorde. — *pr*, ligne primitive.

dales, et de là dans une cavité de la portion postérieure de la notochorde. Le diverticule postérieur du canal neural le long de la ligne de la gouttière primitive est en outre très considérable chez le Poulet et ne s'oblitère pas aussitôt que chez l'Oie. Ce passage incomplet du Poulet apparaît vers le stade à douze somites. Il est regardé par Braun comme équivalent au passage le premier formé chez le Canard, mais je doute beaucoup qu'il y ait une équivalence très exacte entre les orifices des différents types, et je crois plus probable que ce sont des restes variables d'un canal neurentérique primitif qui, chez les ancêtres de ces formes, persistait pendant toute la première période du développement. Le troisième passage se forme chez le Poulet (Kupffer) au troisième jour de l'incubation. Chez le *Melopsittacus undulatus*, les deux premières communications existent en même temps d'après Braun (n° 120) l'une en avant de l'autre.

Il est probable, d'après cette description, que la portion antérieure de la ligne primitive de l'Oiseau correspond à la partie des lèvres du blastopore des Élasmobranches qui se transforme en la protubérance caudale et le revêtement du canal neurentérique, tandis que le sillon originel de la partie antérieure de la ligne primitive paraît former le diverticule postérieur du canal neural. La portion postérieure de la ligne primitive de l'Oiseau correspond, d'une manière très générale, à la partie du blastopore des Élasmobranches qui sépare l'embryon du bord du blastoderme (voy. p. 61), quoiqu'il n'y ait naturellement pas de relations génétiques entre ces deux formations. Pendant que la portion antérieure de la ligne primitive se transforme en la protubérance caudale, le sillon de la portion postérieure s'atténue peu à peu et finit par disparaître. La portion postérieure elle-même s'atrophie d'arrière en avant, et lorsque l'embryon se détache du vitellus, la région du blastoderme où elle était située se replie en dedans de façon à former une partie de la paroi ventrale de l'embryon. La portion postérieure en apparence de la ligne primitive en est par conséquent en réalité la partie ventrale et antérieure (1).

Il a généralement été admis que la ligne et le sillon primitifs tout entiers prenaient part à la formation de la portion dorsale du tronc de l'embryon, c'est-à-dire de la portion postérieure de la plaque médullaire et des organes sous-jacents, cette opinion me paraît insoutenable en elle-même et absolu-

(1) Cette nomenclature peut sembler un peu paradoxale. Mais à la réflexion, il paraîtra que tant que l'embryon est simplement étendu sur la sphère vitelline, le point où commence la face ventrale ne peut être fixé que sur des données purement morphologiques. Aucune donnée n'empêche de considérer ce point comme situé près de la réunion de la plaque médullaire et de la ligne primitive. Pour me servir d'une expression mathématique, le signe change lorsque l'on passe de la face dorsale à la face ventrale, de sorte que dans une nomenclature stricte, on devrait dire, lorsque l'on continue à contourner l'œuf dans la même direction, que l'on marche vers l'arrière sur la plaque médullaire, mais en avant sur la ligne primitive. Ainsi l'extrémité postérieure en apparence de la ligne primitive en est en réalité l'extrémité antérieure et *vice versa*. J'ai évité d'employer cette nomenclature pour simplifier ma description, mais il est de la plus haute importance de bien concevoir le fait morphologique. Si le lecteur a quelque peine à comprendre ce que je veux dire, l'inspection de la figure 56 lui rendra, j'espère, ma pensée claire. Le cœur de l'Esturgeon (*ht*) dans cette figure se montre en apparence en avant de la tête, et pourtant, il est comme toujours, ventral et sa position apparente est due au développement de l'embryon à la surface d'une sphère. L'extrémité antérieure en apparence du cœur est en réalité l'extrémité postérieure et *vice versa*.

ment incompatible avec l'interprétation de la ligne primitive donnée plus haut. Pour montrer combien elle est improbable, en dehors de toute considération théorique, j'ai réuni deux tableaux des longueurs relatives de la ligne primitive et du corps de l'embryon mesurées par le nombre des coupes qui y ont été pratiquées dans une série de cas, d'après les données puisées dans l'important mémoire de Gasser (n° 127). Dans ces tableaux, chaque ligne horizontale se rapporte à un seul embryon. La première colonne indique le nombre des somites et la seconde le nombre des coupes pratiquées dans la longueur de la ligne primitive. Lorsque la ligne primitive est divisée en deux portions, le nombre des coupes de chaque portion est donné séparément : la colonne gauche (A) se rapporte à la portion antérieure de la ligne primitive, la colonne droite (P) à la portion postérieure. La troisième colonne indique le nombre des coupes dans l'embryon. Le premier tableau se rapporte à des embryons de Poulet, le second à des embryons d'Oie.

NOMBRE des somites.	NOMBRE des coupes dans la ligne primitive.	NOMBRE des coupes dans l'embryon.
0	20	7
0	15	10
0	19	23
2	30	30
4	30	30
	A P	
5 ou 6	10 + 17 = 27	
8	12 + 20 = 32	48
12	13 + 10 = 23	
14	9 + 12 = 21	
18	10 + 7 = 17	70
	8 + 4 = 12	
	8 + 3 = 11	

NOMBRE des somites.	NOMBRE des coupes dans la ligne primitive.	NOMBRE des coupes dans l'embryon.
0	10	4
0	28	5
0	44	12
2	36	32
4	24	42
	A P	
9	10 + 10 = 20	61
14	8 + 10 = 18	68
17	8 + 5 = 13	
22	7 + 6 = 15	
26	6 + 5 = 11	

L'étude de ces deux tableaux montre que la ligne primitive diminue en réalité de longueur vers le moment où se forment les premiers somites, mais il n'y a pas de raison de penser que la ligne primitive se transforme alors en la plaque médullaire. Plus tard, la ligne primitive est un temps considérable sans diminuer d'une façon marquée, et certainement son raccourcissement est insuffisant pour rendre compte de l'augmentation de longueur de l'embryon, augmentation de longueur qui, à l'exception de la tête, a lieu entièrement par additions à l'extrémité postérieure. Au stade à quatorze somites la ligne primitive est encore assez longue. Dans les stades plus avancés, comme le confirment nettement les tableaux, la diminution de longueur de la ligne primitive concerne spécialement la portion postérieure et non celle adjacente à l'embryon.

Histoire générale des feuillets germinatifs.

L'épiblaste. — L'épiblaste du corps de l'embryon, quoique épais de plusieurs rangées de cellules, ne se divise en deux lames qu'à une pé-

riode tardive de la vie embryonnaire, de sorte que les organes des sens formés aux dépens de l'épiblaste qui sont les mêmes que dans les types déjà décrits ne sont pas spécialement formés par une lame interne nerveuse. Le canal médullaire se ferme de la même manière que chez les Élasmobranches, la Grenouille, etc., par la simple conversion d'une gouttière ouverte en un canal clos. La fermeture commence d'abord dans la région du cerveau moyen et s'étend rapidement en arrière et plus lentement en avant. Elle s'achève chez le Poulet vers le moment où douze somites mésoblastiques sont formés.

Le mésoblaste. — L'évolution générale de ce feuillet ne présente aucun caractère digne d'intérêt spécial, la division en plaques latérales et vertébrales, etc., étant à peu près la même que dans les formes inférieures.

L'hypoblaste. — La fermeture du tube digestif s'effectue entièrement par l'enfoncement des parties périphériques de l'embryon dans le vitellus ou sa séparation par des replis. Les diagrames (fig. 113 et 126) montrent la

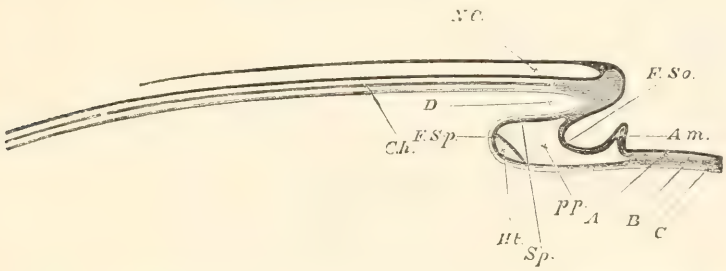


Fig. 113. — Coupe diagrammatique longitudinale menée par l'axe d'un embryon d'Oiseau (*).

nature générale du processus. Les replis par lesquels il s'effectue, sont d'ordinaire appelés les replis céphalique, caudal et latéraux. Le repli céphalique (fig. 113) apparaît le premier, et, avec les replis latéraux donne naissance à la partie antérieure du mésentéron (D) (comprenant l'œsophage, l'estomac et le duodénum), qui en conséquence de ce mode de formation se termine en avant par une extrémité aveugle. Le repli caudal avec les deux replis latéraux forme la partie postérieure du tube digestif, y compris le cloaque qui fait en réalité partie du mésentéron. A la jonction des deux replis, il existe, conduisant dans le sac vitellin, un orifice circulaire qui se rétrécit peu à peu par les progrès du développement. Cet orifice est complètement fermé longtemps avant l'éclosion de l'embryon. Certaines particularités de structure du

(*) Cette coupe est supposée faite après que le repli céphalique a commencé à se former, mais avant l'apparition du repli caudal.

F.So, repli céphalique de la somatopleure. — *F.Sp*, repli céphalique de la splanchnopleure. — *pp*, cavité pleuropéritonéale. — *Am*, commencement du repli (antérieur) de l'amnios. — *D*, tube digestif. — *N.C*, canal neural. — *Ch*, notochorde. — *A*, épiblaste. — *B*, mésoblaste. — *C*, hypoblaste.

repli caudal déterminées par la formation de l'allantoïde sont décrites avec les appendices de l'embryon. Le stomodœum et le proctodœum se forment par des invaginations épiblastiques. La communication entre le stomodœum et le mésentéron s'établit à une période relativement peu avancée (le quatrième jour chez le Poulet), tandis que celle du mésentéron et du proctodœum ne s'établit que très tard (le quinzième jours chez le Poulet). Le proctodœum donne naissance à la bourse de Fabricius aussi bien qu'à l'anus. Quoique l'ouverture anale se forme si tard, le proctodœum lui-même se montre de très bonne heure. Bientôt après que la partie postérieure de la ligne primitive est rentrée sur le côté ventral de l'embryon, on peut observer une invagination au point où se soulève la queue de l'embryon. Cette invagination devient graduellement plus profonde, et enfin arrive en contact avec l'hypoblaste à l'extrémité antérieure primitivement postérieure en apparence, de la partie postérieure de la ligne primitive. Le diagramme (fig. 114 *an*) montre un stade précoce de cette invagination. Il est à noter que l'anus est situé un peu en avant de l'extrémité aveugle du mésentéron, de sorte que l'intestin présente en réalité une

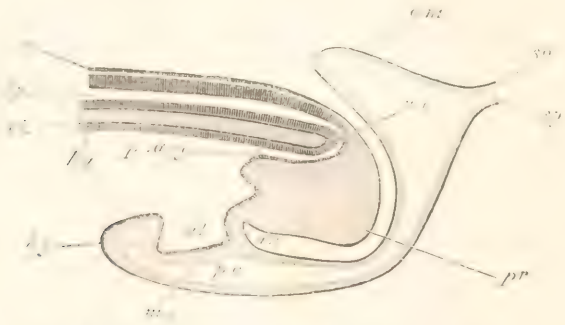


Fig. 114. — Coupe longitudinale diagrammatique de l'extrémité postérieure d'un embryon d'Oiseau au moment de la formation de l'allantoïde (*).

véritable région post-anale (fig. 114 *p.a.g*) qui correspond à celle des Ichthyopsidiens. Pendant une courte période, comme on l'a vu plus haut (pp. 153-155), il existe un canal neurentérique mettant l'intestin post-anal en communication avec le canal médullaire chez le Canard, le Poulet et d'autres Oiseaux. Sur la paroi ventrale de l'intestin post-anal, il y a d'abord deux proéminences ; la postérieure est formée par une partie de la protubérance caudale et dérive par conséquent de la portion antérieure en apparence de la ligne primitive. L'antérieure

(*) [illegible] ventral. — [illegible] — *c.n*, canal neurentérique. — *hy*, hypoblaste. — *p.a.g*, [illegible] post-anal. — *pr*, restes de la ligne primitive replies sur le côté ventral. — *al*, allantoïde. — *an*, anus. — *c*, point où se forme l'anus. — *p.c*, cavité péricoelomique. — *m*, [illegible] — *h*, [illegible] — *y*, splanchnopleure.

est formée de ce qui originellement paraissait être la partie postérieure de la ligne primitive. L'intestin post-anal devient de moins en moins saillant et finit par s'atrophier.

Développement général de l'embryon.

Le Poulet nous servira de type pour le développement général des Sauropsidiens.

L'embryon occupe une position bien constante par rapport à la coquille de l'œuf; son grand axe est perpendiculaire à celui de l'œuf, dont la grosse extrémité correspond au côté gauche de l'embryon. L'histoire générale de l'embryon a déjà été exposée jusqu'à la formation des premiers somites mésoblastiques (fig. 110). Après ce stade qui est d'ordinaire atteint vers la fin du premier jour, l'embryon augmente rapidement de longueur et devient, surtout en avant et sur les côtés, de plus en plus complètement séparé du sac vitellin.

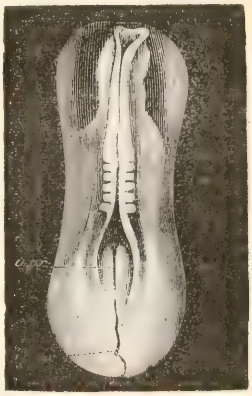


Fig. 115. — Vue par la face dorsale d'un blastoderme de Poulet à cinq somites mésoblastiques durci (*).

L'aspect général de l'embryon entre la trentième et la quarantième heure de l'incubation est montré dans la figure 116 par la face supérieure, et dans la figure 117 par la face inférieure. Les contours de l'embryon sont beaucoup plus nets qu'aux stades antérieurs. La figure 117 montre la nature des replis par lesquels l'embryon est séparé du sac vitellin. Les replis sont compliqués par le fait que le mésoblaste est déjà clivé en deux lames, une lame splanchnique adjacente à l'hypoblaste et une lame somatique adjacente à l'épiblaste et que la cavité générale interposée est déjà assez spacieuse dans les parties latérales du corps de l'embryon et l'aire pellucide. Le repli qui sépare l'embryon du vitellus est par conséquent un double repli formé de deux feuillets ou lames, la lame interne, constituée par la splanchnopleure, la lame externe par la somatopleure. Les relations de ces deux lames sont montrées dans la coupe diagrammatique longitudinale (fig. 113) et en vue de face (fig. 117), la lame splanchnique étant représentée en *sf* et la lame somatique en *so*. Entre les deux lames et appuyé contre la splanchnopleure, on voit le cœur (*ht*). Au stade figuré, la tête est bien distincte du tronc, la première séparation entre les deux régions s'est effectuée à une période antérieure à l'apparition du somite an-

(*) Les replis médullaires sont rejoints sur une partie de leur étendue, mais ne sont pas soudés. *a.pr*, portion antérieure de la ligne primitive. — *p.pr*, portion postérieure.

terieur (fig. 115). Bientôt après la limitation de la région céphali-

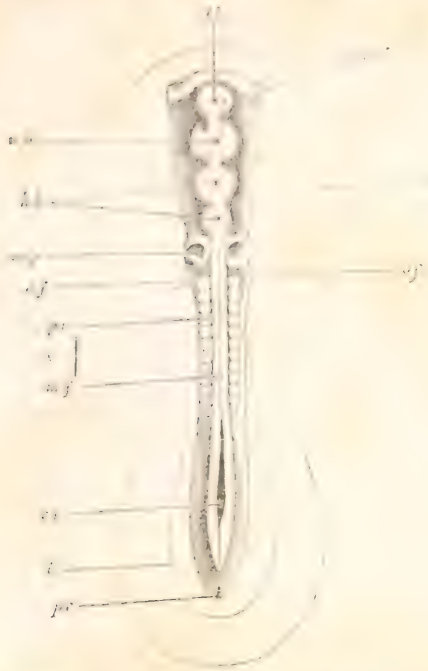


Fig. 116. — Embryon de Poulet de 40 à 45 heures vu par transparence par la face supérieure (préparation à l'acide chromique) (*).

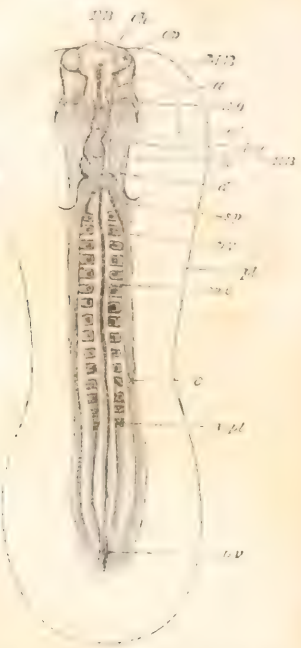


Fig. 117. — Embryon de Poulet d'environ trente-six heures vu par la face inférieure et par transparence (**).

(*) [illegible] — *m.b.* cerveau moyen. — *h.b.* cerveau postérieur. — *op.v.* vésicule optique. — [illegible] — *o.f.* veine vitelline. — *p.c.* somite mésoblastique. — *o.f.* ligne de jonction des replis médullaires au-dessus du canal médullaire. — *s.r.* sinus rhomboïdal. — *t.* repli caudal. — *p.v.* restes de la gouttière primitive (non convenablement représentés). — *a.p.* aire pellucide. [illegible] de l'embryon.

Le contour en huit indique la limite de l'aire pellucide. La tête qui s'étend en arrière jusqu'en *o.f.* est nettement limitée, mais ni le repli somatopleurique ni le repli splanchnopleurique ne sont représentés dans la figure ; le dernier diverge au niveau de *o.f.* le premier beaucoup plus en avant, quelque part entre les lignes *m.b* et *h.b.* Les vésicules optiques *op.v.* se montrent saillantes au-dessous de l'epiblaste superficiel. Le cœur situé au-dessous du corps devenu opaque n'est pas visible. Le repli caudal *t.* est à peine indiqué ; on ne voit pas encore de replis latéraux distincts dans la région située [illegible] — La ligne de jonction des replis medullaires encore visible en *o.f.* se perd en avant au-dessus des vesicules cérébrales ; en arrière, on peut voir les restes du sinus rhomboïdal.

(**) *FB.* cerveau antérieur ou première vésicule cérébrale sur les côtés de laquelle on voit les vésicules optiques *op.* La tête est maintenant constituée d'une manière définie, la limite postérieure du repli de la somatopleure étant indiquée par la ligne vague *S.O.* Autour de la tête, on voit les deux lames du repli amniotique céphalique, l'une, le véritable amnios *a*, enveloppant immédiatement la [illegible] dit [illegible] on voit que la tête [illegible] au delà de l'extrémité antérieure de l'aire pellucide.

[illegible] en arrière jusqu'en *g.*, sur ses côtés divergents on voit les racines très apparentes des deux veines vitellines s'unissant pour former le cœur *h* déjà constitué par la coalescence de deux moitiés latérales qui, en se continuant en avant pour former le bulbe artériel [illegible] en avant du repli de la somatopleure.

RB. [illegible] — *MB.* [illegible] — *p.c.* somites mésoblastiques. — *ch.* extrémité [illegible] — *n.* mésoblaste [illegible]

que et avant la soudure des replis médullaires, la portion antérieure du canal neural se renfle pour former la première vésicule cérébrale qui émet presque immédiatement deux diverticules latéraux, rudiments des vésicules optiques (fig. 116, *op. v*). Au stade figuré, la partie céphalique du canal neural s'est nettement différenciée en cerveau antérieur (*fb.*), cerveau moyen (*mb.*) et cerveau postérieur (*hb.*) et le cerveau postérieur est souvent subdivisé en lobes successifs. Dans la région du cerveau postérieur, deux invaginations épiblastiques peu profondes forment les rudiments des fossettes auditives (*au. p.*).

Une coupe de la portion postérieure de la tête d'un embryon de

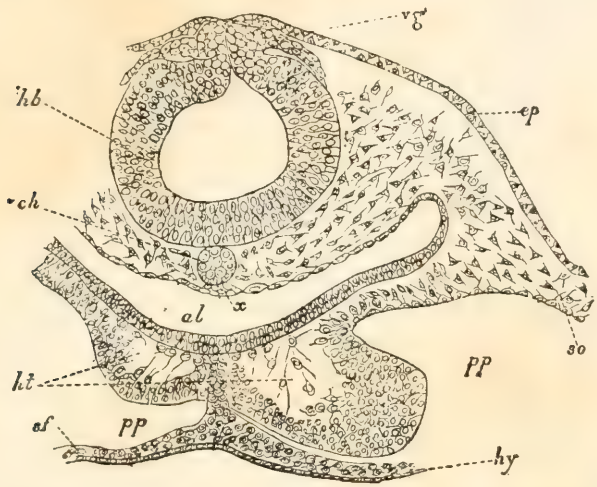


Fig. 118. — Coupe transversale de la partie postérieure de la tête d'un embryon de Poulet de trente heures (*).

trente heures est représentée dans la figure 118. On voit en (*hb*) la portion renflée du canal neural, formant le cerveau postérieur ; elle est encore en rapport avec l'épiderme, et à son bord dorsal il existe de chaque côté un prolongement qui forme les racines du nerf vague (*vg*). Au-dessous du cerveau, on voit la notochorde (*ch*), et au-dessous de celle-ci l'œsophage crescentiforme (*al*). Le rudiment du cœur (*ht*) formé à ce stade de deux tubes distincts est suspendu au côté ventral de l'œsophage.

Sur le côté dorsal de l'œsophage, immédiatement au-dessous de la notochorde, on voit un petit corps (*x*) ormé d'un épaississement de l'hypoblaste, c'est peut-être un rudiment de la tige subnotochordale des Ichthyopsidiens.

(*) *hb*, cerveau postérieur. — *vg*, nerf vague. — *ep*, épiblaste. — *ch*, notochorde. — *x*, épaississement de l'hypoblaste (peut-être rudiment de la tige subnotochordale). — *al*, pharynx. — *ht*, cœur. — *pp*, cavité générale. — *so*, mésoblaste somatique. — *sf*, mésoblaste splanchnique. — *hy*, hypoblaste.

Dans le tronc (fig. 116), le principal point à noter est la fermeture complète du canal neural, quoique dans la région postérieure où était situé à une période antérieure le sinus rhomboïdal ouvert, on puisse voir encore une dilatation de ce canal (fig. 116, *s. r*) sur chaque côté de laquelle sont les protubérances caudales ; tandis que les somites mésoblastiques s'arrêtent un peu en avant d'elle. Au-dessous du canal neural, la notochorde (fig. 117, *ch.*) s'étend dans la tête jusqu'à la base du cerveau moyen. Sur les côtés du tronc, on voit les somites mésoblastiques (*pc*), dont le bord externe marque la limite des plaques vertébrales et latérales. Une ligne moins accentuée sépare la portion des plaques latérales qui deviendra partie de la paroi du corps de celle qui appartient au sac vitellin.

Pendant la dernière moitié du second jour, et pendant le troisième jour, l'isolement de l'embryon fait des progrès considérables. Les extrémités céphalique et caudale deviennent l'une et l'autre entièrement distinctes et les replis latéraux font des progrès si considérables que l'embryon n'est plus rattaché au vitellus que par un large pédoncule. Ce pédoncule est double et consiste en un pédoncule interne splanchnique en continuité avec les parois du tube digestif et un pédoncule externe somatique en continuité avec les parois du corps de l'embryon. Le pédoncule somatique est encore beaucoup plus large que le pédoncule splanchnique (comparez les fig. 129 E et F qui peuvent être considérées comme des coupes diagrammatiques longitudinale et transversale de l'embryon du troisième jour). Un changement s'effectue également dans la position de l'embryon. Jusqu'au troisième jour, il est placé symétriquement sur le vitellus, la face ventrale en bas. Pendant cette journée, il s'incline de façon à reposer en partie sur le côté gauche. Cette rotation affecte d'abord la tête, mais dans le cours du quatrième jour s'étend peu à peu au reste du corps (fig. 119). En même temps que ce changement de position, l'embryon tout entier subit une flexion ventrale et un peu spirale.

Pendant la dernière partie du second jour et pendant le troisième jour, des changements importants ont lieu dans la tête. L'un d'eux est la flexion crânienne. Celle-ci, qui ne doit pas être confondue avec la courbure générale du corps dont il vient d'être parlé, commence par l'inflexion de la partie antérieure de la tête autour d'un point qui peut être considéré comme l'extrémité ou de la notochorde ou du tube digestif. La flexion crânienne progresse rapidement ; le cerveau antérieur se repliant en bas de plus en plus, jusqu'à ce qu'à la fin du troisième jour ce ne soit plus la première vésicule cérébrale ou cerveau antérieur, mais la seconde vésicule cérébrale ou cerveau moyen qui occupe l'extrémité antérieure du grand axe de l'embryon. En fait, une ligne droite menée par le grand axe de l'embryon passerait maintenant par le cerveau moyen et non, comme au commencement du second jour,

par le cerveau antérieur, si complet est le reploiement de l'extrémité antérieure du canal neural autour de l'extrémité de la notochorde. Le commencement de cette flexion crânienne donne au corps d'un embryon du troisième jour une apparence qui se rapproche de celle d'une cornue de chimiste, la tête de l'embryon correspondant au récipient. Au quatrième jour, la flexion est plus grande encore qu'au troisième jour, mais au cinquième et aux jours suivants elle est moins apparente.

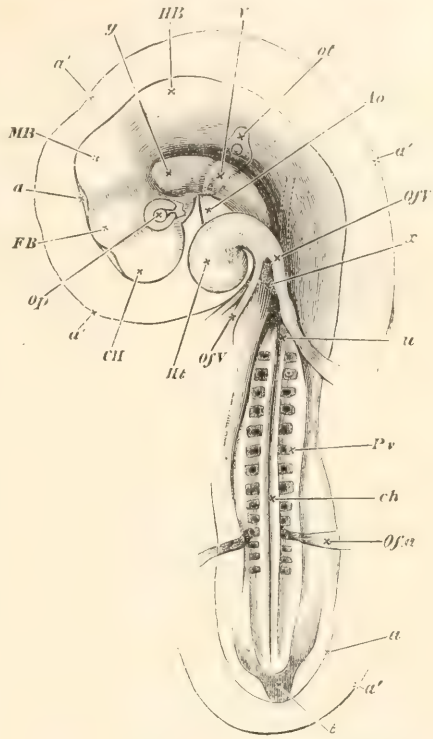


Fig. 119. — Embryon de Poulet du troisième jour (54 heures) vu par la face inférieure, par transparence (*).

La portion antérieure du cerveau antérieur est maintenant très dilatée et peut se distinguer de la portion postérieure comme le rudiment impair des hémisphères cérébraux. Elle se renfle bientôt latéralement en deux lobes qui ne sont cependant séparés par une cloison médiane qu'à une période beaucoup plus avancée.

Par le développement du rudiment cérébral, la portion postérieure du cerveau antérieur cesse

(*) *a'*, repli amniotique externe ou faux amnios très apparent autour de la tête, également visible à la queue.

a, véritable amnios enveloppant la tête de très près et visible seulement entre les saillies des différentes vésicules cérébrales ; on peut aussi le reconnaître dans la queue en *t*.

Dans l'embryon figuré, le repli céphalique de l'amnios s'étendait en arrière un peu plus loin que *u*, mais sa limite ne peut pas se voir distinctement au travers du corps de l'embryon.

CH, hémisphère cérébral. — *FB*, vésicule du troisième ventricule. — *MB*, cerveau moyen. — *HB*, cerveau postérieur. — *Op*, œil. — *Ot*, vésicule auditive.

OfV, veines vitellines formant les racines veineuses du cœur. Le tronc du côté droit (gauche lorsque l'embryon est vu en dessus dans sa portion naturelle) reçoit une grosse branche indiquée par des lignes ponctuées qui vient de la portion antérieure du sinus terminal. — *Ht*, cœur maintenant complètement tordu sur lui-même. — *Ao*, bulbe artériel d'où partent vaguement indiqués les trois arcs aortiques passant sous le pharynx et se réunissant pour former l'aorte qui se montre plus vaguement encore comme une ligne courbe sombre qui suit la longueur du corps. L'autre ligne courbe sombre située à côté d'elle qui se termine près de la lettre *y* est la notochorde *ch*.

A peu près en face de la ligne de renvoi *x*, l'aorte se divise en deux troncs qui, suivant la ligne des somites opaques de chaque côté, sont mal visibles. Leurs branches *Of.a*, les artères vitellines sont cependant très visibles et se recourbent en suivant les replis latéraux.

Pv, somites mésoblastiques.

x indique le « point de divergence » des replis de la splanchnopleure. L'intestin antérieur aveugle commence en ce point et s'étend à peu près jusque vers *y*, l'espace plus transparent marqué de cette

d'être dirigée en avant (fig. 119 et 120, FB) et d'être apparente comme elle l'était. Comme ses parois sont destinées à se développer en les parties qui entourent le troisième ventricule du cerveau, elle est appelée la vésicule du troisième ventricule ou thalamencéphale.

Au sommet du thalamencéphale on peut maintenant voir une petite saillie conique, rudiment de la *glande pinéale;* en même temps la partie centrale du plancher du thalamencéphale forme un prolongement en entonnoir, l'infundibulum qui, se dirigeant vers l'extrémité du tube digestif, rencontre le corps pituitaire.

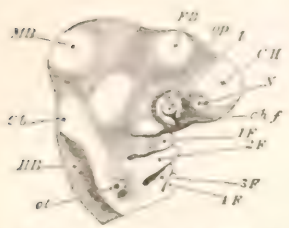


Fig. 120. — Vue de profil de la tête d'un embryon de Poulet du troisième jour, par transparence (préparation à l'acide chromique) (*).

Outre une augmentation de dimension qu'il partage avec presque toutes les parties de l'embryon et le changement de position déjà décrit, le cerveau moyen ne subit pas de modifications considérables pendant le troisième jour. Ses côtés finissent par se développer en les corps bijumeaux ou lobes optiques; son plancher formera les pédoncules cérébraux, et sa cavité se réduira à un canal étroit, l'*iter a tertio ad quartum ventriculum* (aqueduc de Sylvius) et deux diverticules se prolongeant dans les lobes optiques.

Dans le cerveau postérieur ou troisième vésicule cérébrale, le toit de la partie adjacente au cerveau moyen se sépare, pendant le troisième jour, du reste par une légère constriction. Cette distinction, qui dans la suite devient beaucoup plus apparente par l'épaississement des parois et du toit de la partie antérieure, divise le cerveau postérieur en cervelet et moelle allongée (fig. 120, C*b* et HB). Tandis que les parois de la portion cérébellaire du cerveau postérieur deviennent très épaisses tant sur le toit que sur les côtés, le toit de la portion postérieure ou moelle allongée s'amincit en une simple membrane qui forme une délicate limitante à la cavité de la vésicule (fig. 122, IV). Celle-ci devient large et peu profonde, son plancher et ses parties latérales

lettre est cependant principalement dû à la présence là de la masse d'investissement de la base du cerveau. — *x* indique la limite postérieure du repli de la splanchnopleure. La limite des replis plus transparents de la somatopleure n'est pas visible.

On comprend que tout le corps de l'embryon au-dessus du niveau de la lettre *x* est vu au travers de la portion du sac vitellin (membrane vasculaire et pellucide) qui a été enlevée de l'œuf avec l'embryon, et au travers du double repli amniotique.

L'embryon étant vu par la face inférieure, tout ce qui est décrit dans la position naturelle comme [illegible] droite et gauche est [illegible].

(*) *CH*, hémisphères cérébraux. — *FB*, vésicule du troisième ventricule. — *MB*, cerveau moyen [illegible]. — *HB*, moelle allongée. — *N*, bosselle nasale. — *ot*, vésicule auditive à l'état de fossette dont l'orifice n'est pas encore fermé. — *op*, vésicule optique avec le cristallin *l*, et la fente choroïdienne [illegible], qui ne se ferme entièrement au dessous de l'épiblaste superficiel qu'à l'[illegible].

1*F*, premier arc viscéral au-dessus duquel on voit une légère indication du prolongement maxillaire supérieur.

2,3,4*F*, second, troisième et quatrième arcs viscéraux avec les fentes viscérales intermédiaires.

s'épaississant, et elle constitue le quatrième ventricule qui est plus tard surplombé par la portion postérieure très développée du cervelet.

Le troisième jour, par conséquent, marque la différenciation du cerveau en cinq parties distinctes : les hémisphères cérébraux, les masses centrales qui entourent le troisième ventricule, les corps bijumeaux (lobes optiques), le cervelet et la moelle allongée ; la division provisoire de la cavité originelle du canal neural en trois cavités simples faisant place en même temps à la disposition permanente d'une série de ventricules reliés entre eux, savoir : les ventricules latéraux, le troisième ventricule, l'aqueduc de Sylvius (avec un prolongement dans le lobe optique de chaque côté) et le quatrième ventricule.

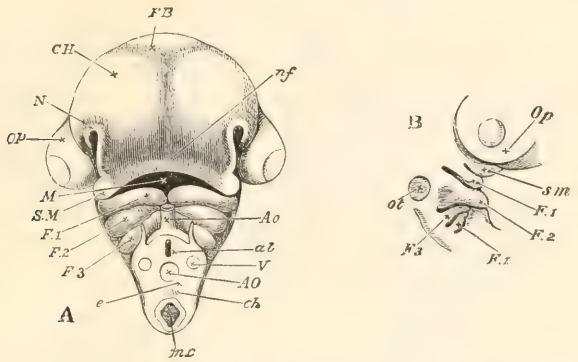


Fig. 121. — Tête d'un embryon de Poulet du quatrième jour vue par réflexion de face en *A*, et de profil en *B* (préparation à l'acide chromique) (*).

Au troisième jour, le cristallin s'est formé par une invagination de l'épiblaste et d'autres modifications se sont opérées dans l'œil. L'orifice externe de la fossette auditive est fermé avant l'achèvement du troisième jour (fig. 122, RL) et les rudiments des parties externes de l'organe de l'odorat sont constitués comme de petites fossettes à la face inférieure du cerveau antérieur (fig. 120, N). De même que le cristallin et le labyrinthe de l'oreille, elles sont formées par des invaginations de l'épiblaste externe ; mais, contrairement à eux, elles ne se ferment jamais.

Pendant le second et le troisième jour, il se forme des fentes viscérales ou branchiales homologues à celles des Ichthyopsidiens, quoique leurs parois ne développent jamais de prolongements branchiaux.

(*) *CH*, hémisphères cérébraux. — *FB*, vésicule du troisième ventricule. — *Op*, globe oculaire. — *nf*, prolongement fronto-nasal. — *M*, cavité buccale. — *S.M*, prolongement maxillaire supérieur de *F1*, premier arc viscéral (prolongement maxillaire inférieur). — *F2*, *F3*, second et troisième arcs viscéraux. — *N*, fossette nasale. — *ot*, vésicule otique.

Pour obtenir la préparation représentée ici, le cou a été coupé entre le troisième et le quatrième repli viscéral. Sur la coupe *e*, on voit le tube digestif *al*, le canal neural *mc*, la notochorde *ch*, l'aorte dorsale *Ao* et les veines vertébrales *V*.

Ce sont cependant de véritables fentes branchiales perforant les parois du pharynx et placées en séries, de chaque côté, le long de l'axe du tube digestif; elles ne sont pourtant pas perpendiculaires à cet axe ni parallèles entre elles, mais un peu convergentes en avant vers le milieu du cou (fig. 120 et 121).

Elles sont au nombre de quatre de chaque côté, l'antérieure se forme la première et les trois autres successivement. Elles se développent comme des diverticules de l'hypoblaste qui se soudent à l'épi-

Fig. 122. — Coupe menée par le cerveau postérieur d'un embryon de Poulet de la fin du troisième jour (*).

blaste. Au point de rencontre de l'épiblaste et de l'hypoblaste, le tissu se résorbe, mettant les diverticules en communication avec l'extérieur.

A peine une fente est-elle formée que son bord antérieur (c'est-à-dire le plus voisin de la tête) se soulève en un pli ou lèvre épaisse, le *pli, bourrelet ou arc viscéral ou branchial*. Chaque fente a un pli spécial sur son bord antérieur, et en outre le bord postérieur de la quatrième ou dernière fente viscérale se soulève en un pli semblable. Il y a par conséquent *cinq* arcs pour *quatre* fentes viscérales (fig. 120 et 121). Les deux derniers arcs, cependant, particulièrement le dernier, ne sont pas à beaucoup près aussi épais et aussi saillants que les trois autres, le second étant le plus large et le plus apparent de tous. Le premier arc rencontre ou à peu près son congénère sur la ligne mé-

(*) [illegible] — *CV*, veine cardinale postérieure. — *CC*, vésicule auditive invaginée. — *CC* [illegible] le canal cochléaire. — *BL*, processus du labyrinthe [illegible] — *Ao*, l'extérieur. — *hy*, hypoblaste tapissant le canal digestif. — *AO.A* [illegible]

diane en avant, mais le second s'arrête tout d'un coup avant d'atteindre la ligne médiane, et de même pour le troisième, le quatrième et le cinquième, qui se prolongent de moins en moins. Ainsi en regardant le cou par la face antérieure, on observe entre les extrémités des divers arcs (fig. 121 A) un espace triangulaire à sommet dirigé vers la tête.

La cavité pleuropéritonéale s'étend dans cet espace, la somatopleure se séparant de la splanchnopleure à l'extrémité des replis ; c'est là que l'aorte s'enfonce dans le mésoblaste du corps.

L'histoire fort importante de ces fentes et de ces arcs viscéraux sera traitée en détail plus loin ; en attendant, je peux dire que chez le

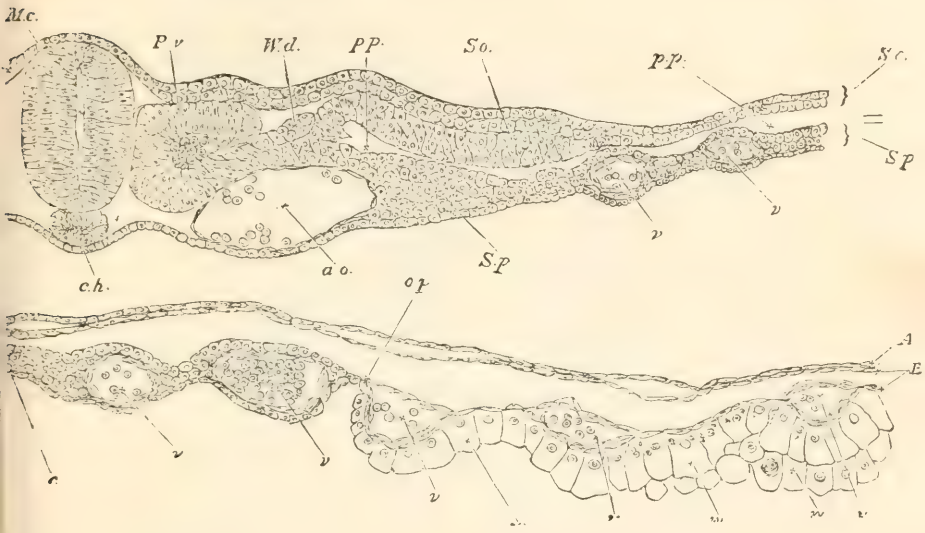


Fig. 123. — Coupe transversale de la région dorsale d'un embryon de Poulet de 45 heures (*).

Poulet et les Vertébrés supérieurs, les trois premières paires d'arcs sont celles qui doivent le plus appeler l'attention.

Le premier arc de chaque côté devenant rapidement plus long et plus saillant ne reste pas simple, comme les autres, mais émet dans le cours du troisième jour une branche ou prolongement gemmiforme de son bord supérieur (fig. 121). Cette branche, qui naît près de l'extrémité externe du repli, se dirige en avant et en haut, en avant du stomodæum, tendant à rencontrer la branche correspondante du repli opposé en un point plus rapproché de l'extrémité antérieure de la tête que de l'union des replis principaux (fig. 121, *sm*). Les deux branches

(*) *A*. épiblaste. — *B*, mésoblaste. — *C*, hypoblaste. — *M.c*, canal médullaire. — *P.v*, somite mesoblastique. — *W.d*, canal de Wolff. — *So*, somatopleure. — *S.p*, splanchnopleure. — *p.p*, cavité pleuropéritonéale. — *ao*, aorte. — *v*, vaisseaux sanguins. — *w*, muraille germinative. — *ch*, notochorde. — *op*, limite de l'aire opaque et de l'aire pellucide.

ne se rejoignent cependant pas complètement, étant séparées par un prolongement médian qui naît en même temps de l'extrémité antérieure de la tête et contre lequel elles viennent butter (fig. 128, *k*). Entre les arcs principaux qui se dirigent un peu en bas et leurs branches qui remontent vers la partie antérieure est situé le stomodæum en forme de losange qui devient de plus en plus profond à mesure que les replis deviennent de plus en plus saillants (fig. 128 A). Les arcs principaux forment l'arc mandibulaire et leurs branches les

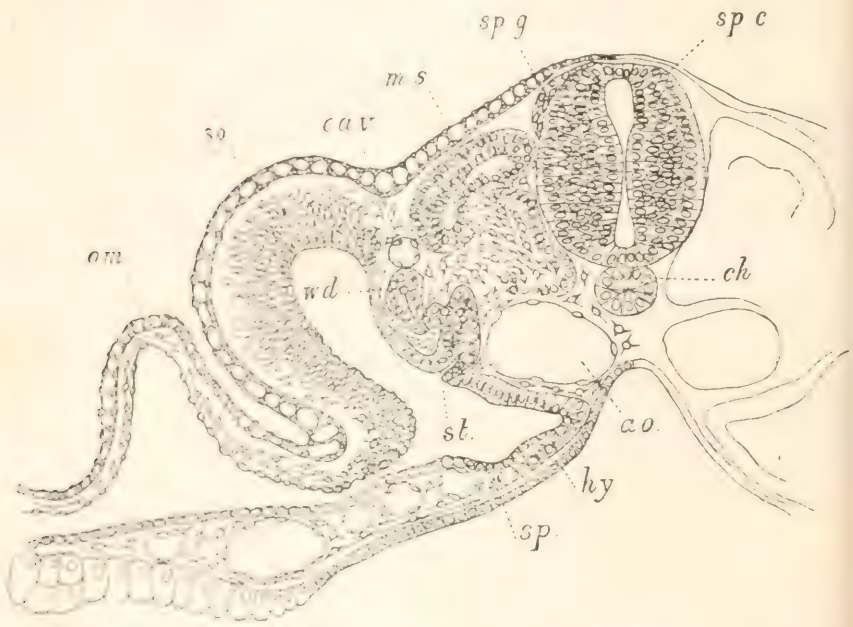


Fig. 128. — Coupe transversale du tronc d'un embryon de Canard avec environ 24 somites mésoblastiques (*).

prolongements maxillaires ; le prolongement médian descendant, qui aide à compléter le bord antérieur du stomodæum ou cavité buccale, est appelé, d'après les parties qu'il formera, le *prolongement fronto-nasal*.

Dans les deux paires de bourgeons viscéraux suivantes qui correspondent à l'hyoïde et aux premiers arcs branchiaux des Ichthyopsidiens, se développent les parties de l'os hyoïde qui seront mieux décrites avec le développement du crâne. Les deux derniers bourgeons disparaissent chez le Poulet sans donner naissance à aucun organe permanent. L'orifice externe de la première fente viscérale, c'est-à-dire de la fente hyo-

(*) [illegible] — *sp g*, ganglion [illegible]. — *wd*, canal de Wolff. — *st*, tube [illegible], ganglion rachidien. — *sp c*, [illegible]. — *hy*, hypoblaste.

mandibulaire se ferme (1). Mais la partie interne de la fente ouverte dans la bouche donne naissance à la trompe d'Eustache et à la cavité de l'oreille moyenne, celle-ci étant formée par un diverticule spécial.

Une partie des arcs mandibulaire et hyoïdien membraneux forme une muraille saillante autour de la portion dorsale de l'orifice originel de cette fente et donne ainsi naissance au canal auditif externe. Au fond de celui-ci est située la membrane du tympan qui est probablement dérivée du tissu qui se développe au-dessus de la partie dorsale de l'orifice de la première fente. Elle est formée d'un épithélium épiblastique externe, d'une couche moyenne de mésoblaste et d'un épithélium hypoblastique interne.

La nature générale des changements qui ont lieu dans le tronc

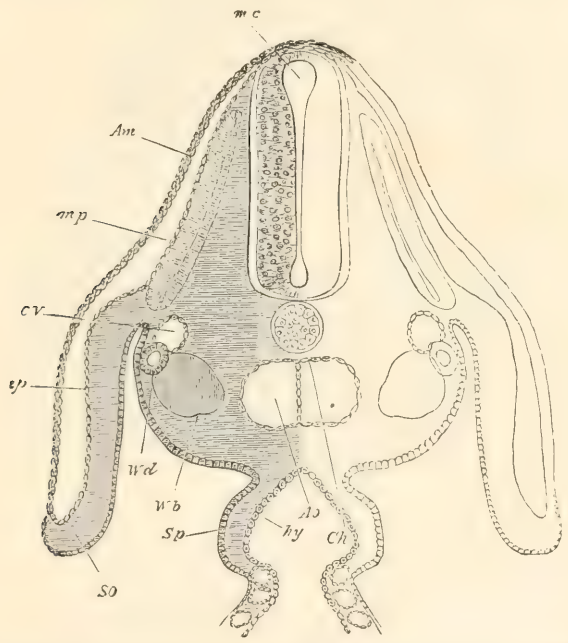


Fig. 125. — Coupe de la région dorsale d'un embryon de Poulet à la fin du troisième jour (*).

depuis le commencement de la seconde moitié du second jour jusqu'à la fin du troisième jour est représentée dans les coupes (fig. 123, 124 et 125).

(1) Voy. MOLDENHAUER. Die Entwicklung des mittleren und des äusseren Ohres (*Morphologischer Jahrbuch* III, 1877).

(*) *Am*, amnios. — *m.p.*, plaque musculaire. — *C.V*, veine cardinale. — *Ao*, aorte dorsale ; la coupe passe par le point où l'aorte commence à se diviser en deux branches. — *Ch*, notochorde. — *W.d*, canal de Wolff. — *Wb*, commencement de la différenciation des cellules mésoblastiques qui formeront le corps de Wolff. — *ep*, épiblaste. — *So*, somatopleure. — *Sp*, splanchnopleure. — *hy*, hypoblaste. La coupe passe par le point où le tube digestif communique avec le sac vitellin et est par conséquent encore ouvert inférieurement.

Dans la première de ces coupes (fig. 123), il n'y a pas de trace d'une séparation de l'embryon du vitellus et les parois du corps sont absolument horizontales. Dans la seconde coupe (fig. 124) (embryon d'environ deux jours), les parois du corps sont déjà en partie inclinées et la splanchnopleure est très distinctement repliée en dedans. Il y a entre la notochorde et l'hypoblaste un espace considérable qui forme le rudiment du mésentère.

Dans la troisième coupe (fig. 125) les parois du corps sont devenues presque verticales, le repli de la splanchnopleure est presque achevé

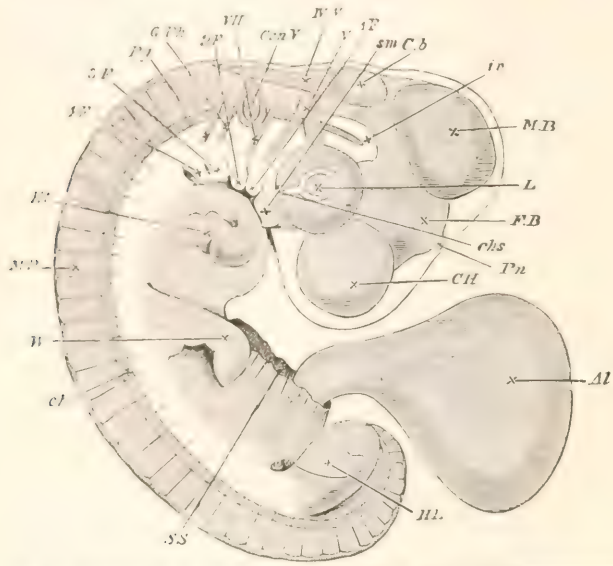


Fig. 125. — Embryon de Poulet à la fin du quatrième jour vu par transparence (*).

et ce n'est que sur un espace très limité que le tube digestif communique par le canal vitellin avec le sac vitellin.

Ces trois coupes montrent en outre : 1° la différenciation graduelle

(*) L'amnios a été complètement enlevé ; on voit en *SS* le bord coupé du pédoncule somatique au travers duquel tout saillie l'allantoïde *Al*.

CH, hémisphère cérébral. — *FB*, vésicule du troisième ventricule avec la glande pinéale (*Pn*) saillant à l'extérieur. — *M B*, cerveau moyen. — *Cb*, cervelet. — *IV. V*, quatrième ventricule. — *L*, cristallin. — *chs*, fente choroïdienne ; par suite de l'accroissement de la cupule optique, les deux couches dont elle est composée ne peuvent plus se voir par leur surface, mais la face rétinienne est seule visible. — *Con V*, ganglion ciliaire. — *sm*, prolongement maxillaire supérieur. — *1F*, *2F*, etc. Premier, second, troisième, quatrième arcs viscéraux. — *V*, nerfs de la cinquième paire envoyant une branche à l'œil, la branche ophthalmique et une autre au premier arc viscéral. — *VII*, nerf de la septième paire se rendant au troisième arc viscéral. — *G Ph*, nerf glossopharyngien se dirigeant vers le troisième arc viscéral. — *Pg*, nerf pneumogastrique se dirigeant vers le quatrième arc viscéral. — *iv*, masse [illegible] dans la figure d'indiquer la position de la paroi dorsale du pharynx [illegible] dans l'embryon vivant. — *ch*, notochorde ; l'extrémité antérieure n'est pas représentée dans l'embryon vivant. Elle ne se termine cependant pas comme le montre la figure, mais se recourbe tout d'un coup en bas avant de se terminer en pointe. — *Ht*, cœur vu au travers des parois du thorax. — *MP*, plaques musculaires. — *W*, aile. — *HL*, membre postérieur. Au-dessous du membre postérieur, on voit la queue recourbée.

des somites mésoblastiques (fig. 123, *P.v*) en les plaques musculaires (fig. 124, *ms* et 125, *mp*) et le tissu qui formera le corps des vertèbres et le tissu conjonctif adjacent; 2° la formation entre les plaques latérales et les somites mésoblastiques d'une masse de tissu (fig. 123) appelée la masse cellulaire intermédiaire sur le côté dorsal de laquelle se forme le canal de Wolff, tandis que la masse cellulaire intermédiaire elle-même forme les tubes segmentaires (fig. 124, *st*), et le tissu conjonctif du corps de Wolff.

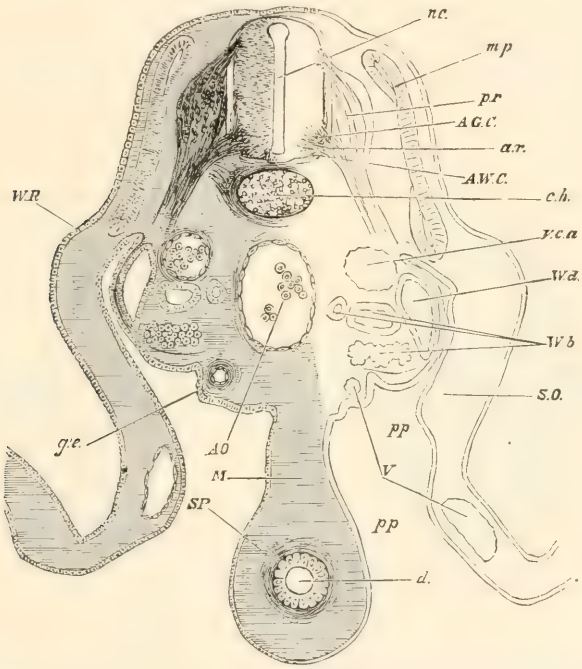


Fig. 127. — Coupe de la région lombaire d'un embryon de Poulet à la fin du quatrième jour (*).

Divers autres traits du développement du système vasculaire, du mésoblaste général, etc., sont aussi représentés dans ces coupes. Il est plus particulièrement à noter qu'il y a d'abord deux aortes dorsales largement séparées qui se rapprochent peu à peu (fig. 123 et 124) et, se rencontrant d'abord en avant, finissent par se confondre (fig. 125 et 127) dans toute leur longueur.

(*) *n.c*, canal neural. — *p.r*, racine postérieure d'un nerf spinal avec son ganglion. — *a.r*, racine antérieure. — *A.G.C*, colonne grise antérieure de la moelle épinière. — *A.W.C*, colonne blanche antérieure commençant à se constituer et peu distinctement marquée dans la figure. — *m.p*, plaque musculaire. — *ch*, notochorde. — *W.R*, bourrelet de Wolff. — *A.O*, aorte dorsale. — *V.c.a*, veine cardinale postérieure. — *W.d*, canal de Wolff. — *W.b*, corps de Wolff consistant en tubes et corpuscules de Malpighi. — *g.e*, épithélium germinatif. — *d*, tube digestif. — *M*, commencement du mésentère. — *SO*, somatopleure. — *SP*, splanchnopleure. — *V*, vaisseaux sanguins. — *pp*, cavité pleuro-péritonéale.

La fig. 126 montre l'aspect général de l'embryon au quatrième jour.

Les changements qui se sont effectués consistent pour la plupart dans le progrès du développement de parties déjà présentes et n'exigent pas de détails speciaux. Le fait le plus important dans ce jour est, peut-être, la formation des membres. Ils apparaissent comme des prolongements d'un bourrelet latéral peu marqué (fig. 127 WR) qui s'étend au niveau du bord inférieur des plaques musculaires dans presque toute la longueur du tronc. Ce bourrelet est appelé le bourrelet de Wolff. La première trace des membres se voit vers la fin du troisième jour et leur apparence à la fin du quatrième jour est représentée dans la figure 126 W et HL.

La figure 127 représente une coupe du tronc de l'embryon au qua-

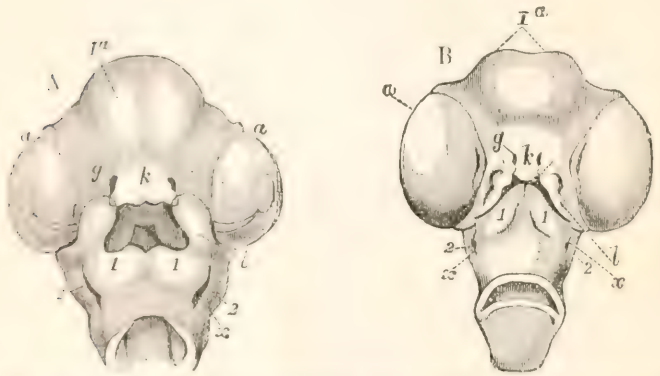


Fig. 126. — Têtes d'embryons de Poulet vues par la face inférieure au sixième et au septième jour de l'incubation (emprunté à Huxley) (*).

trième jour. La coupe passe par la région du tronc en arrière du canal vitellin. Le mésentère (M) est beaucoup plus allongé et plus mince qu'au jour précédent. La notochorde est enveloppée par un tissu mésoblastique condensé qui donnera naissance à la colonne vertébrale. Les deux aortes dorsales sont maintenant complètement réunies en

* *A*, [illegible] — *a*, orifice dans lequel les restes de la fente cérébrodienne peuvent encore se [illegible] — *K*, prolongement fronto-nasal. — *l*, prolongement maxillaire supérieur. — 1, prolongement maxillaire inférieur ou premier arc viscéral. — 2, second arc viscéral. — [illegible]

En A la cavité buccale se montre limitée par le prolongement fronto-nasal, les prolongements maxillaires supérieurs et la première paire d'arcs viscéraux ; à sa partie dorsale on voit l'orifice conduisant [illegible] qui font communiquer les fossettes nasales avec la bouche [illegible]

En B, l'ouverture [illegible] de la bouche est devenue très resserrée, mais est encore limitée en haut par le prolongement fronto-nasal et les prolongements maxillaires supérieurs, et en bas par le prolongement [illegible]

Les prolongements maxillaires supérieurs sont unis au [illegible] rolongement fronto-nasal sur presque toute [illegible]

l'aorte dorsale unique, et le corps de Wolff a atteint un développement beaucoup plus complet.

Dans le cours du cinquième jour, la face commence à perdre son caractère embryonnaire, et au sixième jour et aux jours suivants prend un aspect assez distinctement avien.

Les changements généraux qui ont lieu du sixième jour à l'éclosion ne demandent pas à être exposés en détail.

Membranes fœtales.

Les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères se distinguent des Ichthyopsidiens par la présence de membranes fœtales provisoires appelées l'*amnios* et l'*allantoïde*.

Comme le mode de développement de ces membranes est surtout commode à étudier chez le Poulet, j'ai choisi ce type pour leur description détaillée.

L'amnios. — L'amnios est un sac particulier qui enveloppe et protège l'embryon.

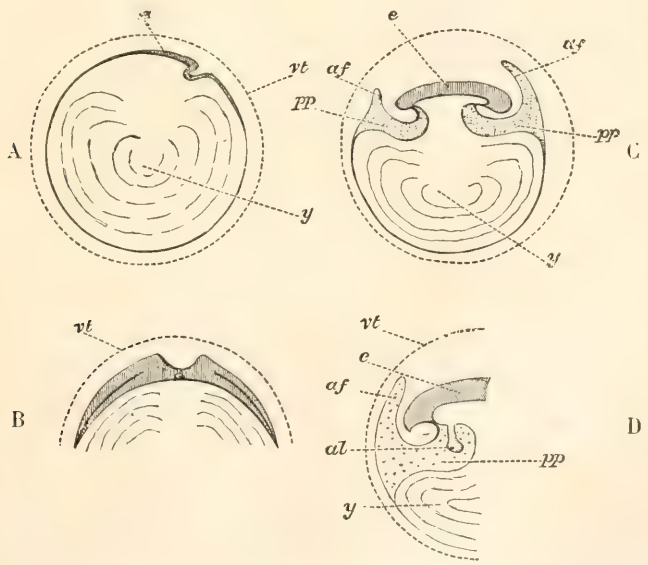


Fig. 129. — A à N, série de figures diagrammatiques destinées à faire comprendre la manière dont se forme le corps de l'embryon et les relations du sac vitellin, de l'amnios et de l'allantoïde (*).

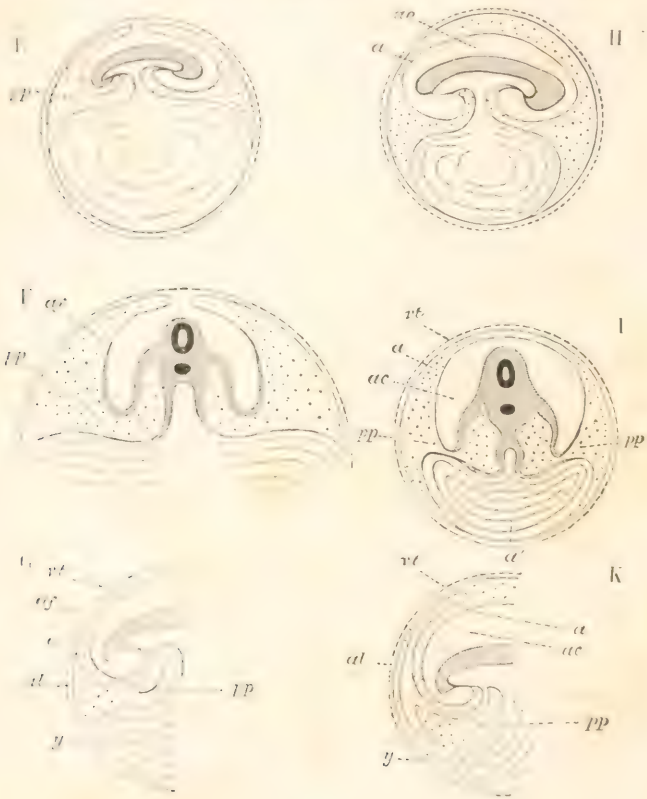
(*) Dans tous les diagrammes, *vt* désigne la membrane vitelline écartée de son contenu pour la netteté de la figure et représentée comme persistante dans les stades avancés; en réalité, elle est en contact direct avec le blastoderme ou avec le vitellus et cesse de bonne heure d'avoir une existence indépendante. — *e* désigne l'embryon proprement dit. — *pp*, la cavité pleuro-péritonéale générale avec son prolongement entre les membranes. — *af*, les replis de l'amnios. — *a*, l'amnios proprement dit. —

A la fin du premier jour de l'incubation, lorsque le clivage du mésoblaste est assez avancé, il apparait, un peu en avant du repli cépha-

[illegible] *al*, l'allantoïde. — *a'*, le tube digestif. — *y* [illegible] *y*, le vitellus [illegible]

A [illegible] longitudinalement suivant l'axe de l'embryon [illegible] du moment de la première apparition du repli céphalique [illegible] Le blastoderme s'étend en arrière à [illegible] du repli céphalique, ses limites étant indiquées par la partie ombrée et épaissie sur une certaine distance du bord du vitellus *y*. Il n'y a pas encore en arrière de l'embryon de repli correspondant au repli céphalique.

[illegible] même période, mais plus grossie (elle devrait être plus



[illegible] . Elle montre que le blastoderme, ombré de hachures verticales, s'étend sur les côtés aussi bien qu'en avant et en arrière, c'est-à-dire dans toutes les directions, mais il n'y a pas de replis latéraux et par conséquent le corps de l'embryon n'est pas limité sur les côtés par rapport [illegible]

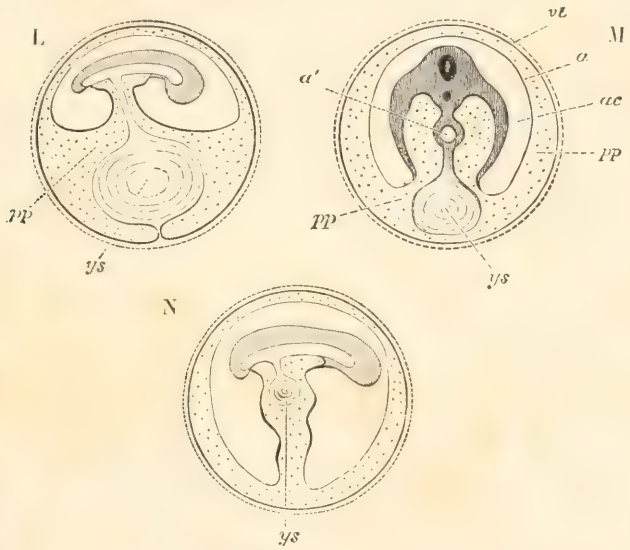
En outre, elle montre la formation de la gouttière médullaire par le soulèvement des lames dorsales. Au dessous de la coupe de la gouttière on voit le rudiment de la notochorde. De chaque côté une ligne indique le clivage du mésoblaste qui commence à s'effectuer.

La C, qui représente une coupe verticale longitudinale à une période plus avancée, le repli céphalique [illegible] considérables. Le tube digestif est [illegible] mais le milieu de sa longueur communique encore largement avec le vitellus *y*. Quoique les parties axiales de l'embryon se soient épaissies, les parois latérales [illegible] le clivage du mésoblaste et la divergence de la so[illegible] La splanchnopleure tend à la tête qu'à la queue est beaucoup plus

lique semi-lunaire, un second repli (fig. 129 C, *af* et fig. 130, A*m*) plus ou moins parallèle ou plutôt concentrique au premier et présentant

repliée en dedans que la somatopleure et forme le pédoncule splanchnique encore largement ouvert. A l'extrémité du pédoncule qui est encore très court, elle se recourbe de nouveau en dehors et s'étale à la surface du vitellus. La somatopleure, moins profondément repliée que la splanchnopleure, forme le pédoncule somatique plus large et se recourbe plus tôt pour se diriger de nouveau en dehors. A quelque distance de la tête et de la queue, elle se soulève en un repli *af*, plus élevé en avant, ce sont les replis amniotiques. Après avoir formé l'un et l'autre replis, elle rejoint bientôt la splanchnopleure et les deux réunies de nouveau en une membrane non clivée s'étendent à quelque distance encore vers la partie inférieure du vitellus. La limite externe de l'aire opaque n'est pas indiquée. Tout l'espace intermédiaire à la somatopleure et à la splanchnopleure *pp* est ombré de points. Près du corps, cet espace peut être appelé la cavité pleuro-péritonéale, mais en dehors du corps, il se continue dans les replis amniotiques et s'étend aussi à quelque distance sur le vitellus.

D représente l'extrémité caudale plus grossie à peu près au même stade pour montrer la position de l'allantoïde *al* (qui pour plus de simplicité a été omise dans la figure C) formée par un bourgeon de



la splanchnopleure saillant dans la cavité pleuro-péritonéale *pp*. L'espace pointillé représente encore la cavité intermédiaire à la somatopleure et à la splanchnopleure ; il est évident que cette voie est ouverte à l'allantoïde pour s'étendre dans l'espace intermédiaire aux deux lames du repli amniotique *af*.

E représente également une coupe longitudinale à un stade plus avancé. Les pédoncules splanchnique et somatique sont beaucoup rétrécis, surtout le premier, la cavité digestive ne communiquant plus avec le vitellus que par un simple canal. Les replis de l'amnios se sont avancés jusqu'au-dessus du sommet de l'embryon et se rejoignent presque. Chaque repli consiste en deux membranes ou lames séparées comme auparavant par un prolongement de l'espace pointillé intermédiaire à la somatopleure et à la splanchnopleure. Entre la concavité de ces replis amniotiques recourbés et le corps de l'embryon est un espace non encore entièrement clos.

F représente, à une échelle différente, une coupe transversale de E menée par le milieu du pédoncule splanchnique. Dans le corps de l'embryon, le cercle noir indique la position du canal neural au-dessous duquel une tache noire représente la notochorde. Des deux côtés de la notochorde la divergence de la somatopleure et de la splanchnopleure est très apparente. La splanchnopleure, plus ou moins épaissie, est un peu recourbée en dedans vers la ligne médiane, mais les deux côtés ne se rejoignent pas, le tube digestif étant encore ouvert inférieurement en ce point ; après s'être un peu rapprochés, ils divergent de nouveau et se dirigent en dehors sur le vitellus. La somatopleure un peu recourbée en dedans pour former la paroi du corps se recourbe bientôt de nouveau en dehors et presque immédiatement se soulève pour former les replis latéraux de l'amnios *af*. La continuité de la cavité pleuro-péritonéale interne avec l'intérieur du repli amniotique externe est évidente ; ces deux cavités son pointillées.

le même aspect général, quoique d'une nature très différente. Ce second repli donne naissance à l'amnios et est formé entièrement par la somatopleure. Apparaissant comme un repli semi-lunaire à concavité dirigée vers l'embryon (fig. 129 C, *af*), à mesure qu'il augmente de hauteur, il s'étend en avant au-dessus de la tête de l'embryon en voie de développement. Le repli qui recouvre ainsi la tête est un peu plus tard accompagné de replis semblables de la somatopleure, qui naissent à quelque distance en arrière de la queue et à quelque distance des côtés (fig. 129 C, D, E, F et 124, *am*). De cette manière, l'embryon est entouré par une série de replis de la somatopleure qui lui forment une ceinture complète. Ils s'étendent peu à peu au-dessus de l'embryon et finissent par se rejoindre et se souder complètement (fig. 129, H et I, et 125, *Am*), toute trace de leur jonction disparaissant. Au-dessous de la voûte formée par ces replis soudés, il reste par conséquent une cavité dans laquelle est situé l'embryon (fig. 124 H, *ae*); c'est la cavité amniotique.

Chaque repli est nécessairement formé de deux lames, constituées l'une et l'autre par l'épiblaste et une très mince couche de mésoblaste ; mais dans l'une des lames, l'épiblaste est tourné vers l'embryon, tandis que dans l'autre il est tourné en sens contraire. L'es-

G qui correspond à D à un stade plus avancé est destinée à montrer la manière dont l'allantoïde qui forme maintenant un corps creux considérable à cavité continue avec celle du tube digestif se dirige vers le repli amniotique.

Dans les coupes longitudinale H et transversale I d'une période plus avancée, des changements considérables se sont effectués. Les replis amniotiques se sont rejoints et soudés au-dessus du corps de l'embryon. Les lames internes des différents replis sont soudées en une seule membrane (*a*) qui entoure un espace (*ae*) autour de l'embryon. Cette membrane *a* est l'amnios vrai, et la cavité qu'il entoure et qui le sépare de l'embryon est la cavité qui renferme le liquide amniotique. L'allantoïde n'a pas été dessinée pour plus de simplicité.

On remarquera que l'amnios *a* forme dans toutes les directions la terminaison de la somatopleure, les lames externes ou descendantes des replis *af* en C, D, F, G ayant été séparées et formant maintenant une membrane indépendante et continue, l'enveloppe séreuse immédiatement au-dessous de la membrane vitelline.

En I on voit la splanchnopleure convergeant pour achever la fermeture du tube digestif *a'* même dans le pédoncule (ailleurs il est fermé depuis longtemps) et s'étalant ensuite en dehors sur le vitellus comme auparavant. Le point où elle s'unit à la somatopleure, où par conséquent se termine le clivage du mésoblaste, est maintenant beaucoup plus rapproché du pôle inférieur du vitellus diminué lui-même.

Comme résultat de ces divers changements, l'espace pointillé est considérablement agrandi. Il est maintenant possible de passer de la cavité péritonéale véritable, c'est-à-dire intérieure au corps d'une part autour d'une grande partie de la circonférence du vitellus et d'autre part au-dessus de l'amnios *a* dans l'espace intermédiaire entre lui et l'enveloppe séreuse.

On voit l'allantoïde s'étendant dans cet espace dans la figure K, *al*.

En L, la splanchnopleure a complètement entouré le sac vitellin, mais au pôle inférieur du vitellus [illegible] en continuité avec la portion périphérique de la somatopleure qui constitue l'enveloppe séreuse. En d'autres termes, le clivage du mésoblaste s'est étendu à toute la périphérie du vitellus [illegible].

En M, le clivage s'est étendu au pôle lui-même ; la portion périphérique de la splanchnopleure forme au vitellus un revêtement complet sans rapports avec la portion périphérique de la somatopleure qui constitue elle-même une membrane continue tapissant l'intérieur de la coquille. Le sac vitellin *ys* est par conséquent complètement libre dans la cavité pleuro-péritonéale, n'étant rattaché au tube digestif [illegible].

Enfin en N le sac vitellin *ys* se montre rétracté dans la cavité du corps de l'embryon. L'allantoïde, [illegible] son pédoncule serait naturellement situé à côté de *ys* dans le pédoncule somatique marqué du pointillé habituel.

Je répète que dans ces diagrammes les diverses cavités sont représentées distendues, tandis que [illegible] en réalité les parois sont affaissées et juxtaposées.

pace intermédiaire aux deux lames du repli est en réalité, comme on le voit aisément dans la figure 129, une partie de l'espace intermédiaire à la somatopleure et à la splanchnopleure ; il est par conséquent en continuité avec l'espace général (*pp*) ombré de points dans la fig. 129 dont une partie doit devenir dans la suite la cavité pleuropéritonéale du corps, de sorte que l'on peut passer de la cavité intermédiaire aux deux lames des replis amniotiques à la cavité qui entoure le tube digestif. Lorsque les différents replis se rencontrent et se soudent au-dessus de l'embryon, ils s'unissent de telle manière que toutes leurs lames internes forment une membrane interne continue et toutes leurs lames externes une membrane également continue. La membrane interne ainsi constituée forme un sac complètement clos autour du corps de l'embryon et est appelée le sac amniotique

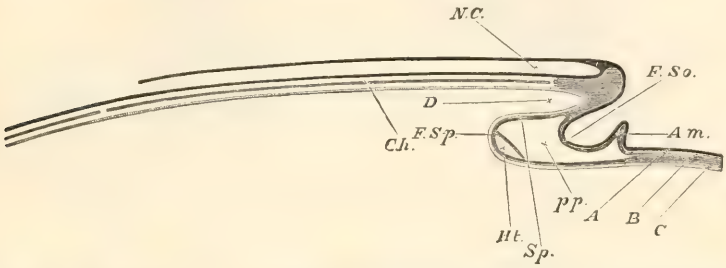


Fig. 130. — Coupe diagrammatique longitudinale menée par l'axe d'un embryon d'Oiseau (*).

ou *amnios proprement dit* (fig. 129 H, I, etc., *ca*), et le liquide qu'il contient plus tard est appelé liquide amniotique, eaux de l'amnios ou *liquor amnii*. L'espace intermédiaire au sac interne et au sac externe n'est d'après son mode de formation qu'une partie de la cavité générale qui sépare partout la somatopleure de la splanchnopleure. Le sac externe sus-jacent à l'embryon est situé immédiatement au-dessous de la membrane vitelline, et la cavité intermédiaire entre lui et le véritable amnios s'étend graduellement sur tout le sac vitellin.

La manière dont se rejoignent les replis amniotiques présente quelques particularités à noter (His et Kölliker). Le repli céphalique est le premier formé et recouvre complètement la tête avant la fin du second jour. Les replis latéraux et caudal se développent plus tard. Les replis latéraux finissent par se rejoindre sur la ligne médiane dorsale et leur soudure procède à partir du repli céphalique vers l'arrière, dans une direction linéaire jusqu'à

(*) Cette coupe est supposée faite après que le repli céphalique a commencé à se former, mais avant l'apparition du repli caudal.

F.So, repli céphalique de la somatopleure. — *F.Sp*, repli céphalique de la splanchnopleure.

pp, cavité pleuropéritonéale. — *Am*, commencement du repli (antérieur) de l'amnios. — *D*, tube digestif. — *N.C*, canal neural. — *Ch*, notochorde. — *A*, épiblaste. — *B*, mésoblaste. — *C*, hypoblaste.

ce qu'il ne reste qu'un petit orifice au-dessus de la queue ; cet orifice se ferme enfin lui-même dans le commencement du troisième jour.

L'allantoïde (1). — L'allantoïde est essentiellement un diverticule du tube digestif dans lequel elle s'ouvre immédiatement en avant de l'anus. Ses parois sont formées de mésoblaste splanchnique avec vaisseaux sanguins et d'un revêtement interne d'hypoblaste. Elle n'est apparente qu'au troisième jour de l'incubation, mais son premier développement s'effectue à une période antérieure et est intimement lié avec la formation de la région postérieure de l'intestin.

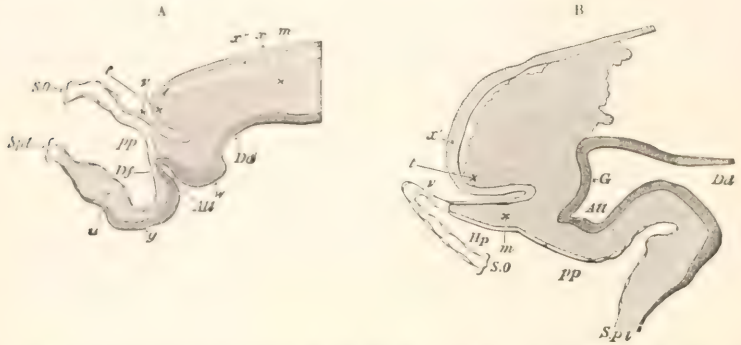


Fig. 141. — Deux coupes longitudinales de l'extrémité caudale d'un embryon de Poulet pour montrer l'origine de l'allantoïde *A* au commencement du troisième jour. — *B*, au milieu du troisième jour (d'après Dohrn) [*].

Au moment où se fait le repli de l'extrémité postérieure du mésentéron, le clivage du mésoblaste en splanchnopleure et somatopleure s'est étendu jusqu'à la limite de la division postérieure de la ligne primitive. Comme il a déjà été mentionné, la paroi ventrale de la région post-anale de la cavité digestive est formée par la ligne primitive. Immédiatement en avant de celle-ci est l'involution qui forme le proctodæum ; la paroi de l'intestin postérieur, en avant de l'anus, doit son origine à un repli interne de la splanchnopleure.

L'allantoïde apparaît d'abord comme une protubérance de la splan-

(1) Pour les détails du développement de l'allantoïde, le lecteur est renvoyé aux ouvrages de Kölliker (n° 135), de Gasser (n° 127) et pour une opinion particulière sur le sujet à Kupffer (n° 136). Outre ces ouvrages, il peut se reporter à Dohrn, Ueber die erste Anlage der Allantois (*Sitz. der K. Akad. Wien*, LXIV, 1871. E. Gasser, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Allantois*, etc.).

[*] [illegible] — [illegible] mésoblaste du corps dans lequel se constituent les somites mésoblastiques. — [illegible] du canal central [illegible]. — *Dd*, extrémité terminale de l'intestin postérieur. — *So*, somatopleure. — [illegible] — [illegible] mésoblaste de la splanchnopleure portant les vaisseaux du sac vitellin. — [illegible] — *Df*, épithélium tapissant la cavité pleuro-péritonéale. — *All*, [illegible] d'allantoïde. — [illegible] saillie formée par les divisions antérieure et postérieure de la [illegible] — *y*, hypoblaste qui formera la paroi ventrale de l'intestin postérieur. — [illegible] — *G*, [illegible].

chnopleure immédiatement en avant de l'anus. Cette protubérance se développe cependant avant que la splanchnopleure se soit infléchie pour former la paroi ventrale de l'intestin postérieur, et elle forme alors un diverticule (fig. 131 A, *all*) dont l'extrémité ouverte est dirigée en avant, tandis que son extrémité aveugle est dirigée un peu en haut et vers l'espace péritonéal postérieur à l'embryon.

Lorsque se fait le repli de l'intestin postérieur, l'allantoïde change

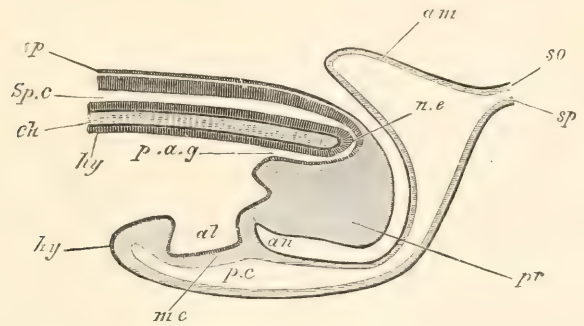


Fig. 132. — Coupe longitudinale diagrammatique de l'extrémité postérieure d'un embryon d'Oiseau au moment de la formation de l'allantoïde (*).

de position et constitue (fig. 131 B et 132) une vésicule assez large située immédiatement au-dessous de l'extrémité postérieure du tube digestif avec lequel elle communique librement par un large orifice, son extrémité aveugle fait saillie inférieurement dans la cavité pleuro-péritonéale.

Plus tard encore, l'allantoïde s'étend en avant et devient une grosse vésicule sphérique qui reste cependant en communication avec le cloaque par un étroit canal qui en forme le col ou pédoncule (fig. 129 G, *al*). Dès l'origine, l'allantoïde est située dans la cavité pleuro-péritonéale, elle s'étend en avant dans cette cavité jusqu'à atteindre la limite antérieure de l'intestin postérieur où la splanchnopleure se renverse pour entourer le sac vitellin. Pendant le troisième jour, elle ne dépasse pas ce point, mais au quatrième jour elle commence à sortir du corps du Poulet par l'espace encore large qui sépare les pédoncules splanchnique et somatique de l'embryon, et pénètre dans l'espace intermédiaire aux lames externe et interne de l'amnios qui, on s'en souvient, est en continuité directe avec la cavité pleuro-péritonéale (fig. 129 K). Elle finit par s'étendre dans cet espace au-dessus de tout le corps du Poulet. Dans la première moitié du qua-

(*) *ep*, épiblaste. — *Sp.c*, canal neural. — *ch*, notochorde. — *n.e*, canal neurentérique. — *hy*, hypoblaste. — *p.a.g*, intestin post-anal. — *pr*, restes de la ligne primitive repliés sur le côté ventral. — *al*, allantoïde. — *me*, mésoblaste. — *an*, point où se formera l'amnios — *p.c*, cavité périviscérale. — *am*, amnios. — *so*, somatopleure. — *sp*, splanchnopleure.

trième jour, la vésicule est encore très petite et son accroissement peu rapide; sa paroi mésoblastique reste encore très épaisse. Dans la seconde moitié de ce jour, son accroissement devient très rapide et elle est très apparente dans un Poulet de cet âge (fig. 128, *all*). En même temps ses vaisseaux sanguins deviennent très importants ; elle reçoit le sang des deux branches des artères iliaques appelés les artères allantoïdiennes (1), et le sang est ramené par deux veines allantoïdiennes qui pénètrent dans les parois du corps (fig. 127) et, après s'être réunies en un tronc unique, débouchent dans la veine vitelline immédiatement en arrière du foie.

Avant de traiter de la suite de l'histoire des membranes fœtales, il convient de compléter celle du sac vitellin.

Le sac vitellin. — L'origine de l'aire opaque a été exposée plus haut; elle s'étend rapidement sur le vitellus au-dessous de la membrane vitelline, et est constituée par l'épiblaste et l'hypoblaste de la muraille germinative en continuité avec celui de l'aire pellucide qui au quatrième jour prend la forme d'une couche plus ou moins complète de cellules columnaires (2). Entre l'épiblaste et l'hypoblaste est une couche de mésoblaste qui ne s'étend pas aussi loin que les deux autres feuillets. Le vitellus est complètement enveloppé par le blastoderme au septième jour.

Vers la fin du premier jour, des vaisseaux sanguins commencent à se développer dans la partie interne du mésoblaste de l'aire opaque. Leur développement est achevé au second jour et la région dans laquelle ils s'étendent est appelée l'*area vasculosa* ou *aire vasculaire*. L'aire vasculaire s'étend ainsi autour du vitellus et l'enveloppe complètement peu après l'aire opaque. La portion du blastoderme qui enveloppe ainsi le vitellus forme le sac vitellin. Le clivage du mésoblaste s'étend peu à peu au mésoblaste du sac vitellin et la somatopleure du sac vitellin qui, on s'en souvient, est en continuité avec la lame externe de l'amnios, se sépare complètement de la splanchnopleure ; l'allantoïde s'introduit entre les deux. Ces faits sont représentés dans les fig. 129 E, K et L.

La circulation du sac vitellin a acquis une très grande importance pendant le troisième jour de l'incubation. La fig. 133 montre la disposition des vaisseaux à ce jour.

Le sang sortant du corps de l'embryon par les artères vitellines (fig. 133 *R.Of.* A, *L.Of.* A) qui sont des branches des aortes dorsales, se rend aux petits vaisseaux et aux capillaires de l'aire vasculaire, une faible portion seulement se distribuant à l'aire pellucide. De l'aire vasculaire, une partie du sang retourne directement par les troncs

(1) Je propose d'appeler ces artères et les veines correspondantes artères et veines allantoïdiennes, au lieu d'employer le nom d'ombilicales qui prête à confusion.

(2) De nouvelles observations sur le caractère de cette couche sont nécessaires.

principaux latéraux des veines vitellines (*R.Of*, *L.Of*) au sinus veineux et par son intermédiaire au cœur. Pendant le second jour, ces troncs veineux rejoignent le corps de l'embryon très en avant, c'est-à-dire plus près de la tête que les troncs artériels correspondants. Vers la fin du troisième jour, le cœur continuant à s'allonger, les veines et les artères deviennent non seulement parallèles entre elles, mais presque sur une même ligne, les points où elles entrent dans le corps de l'embryon ou en sortent étant à peu près à la même distance de la tête.

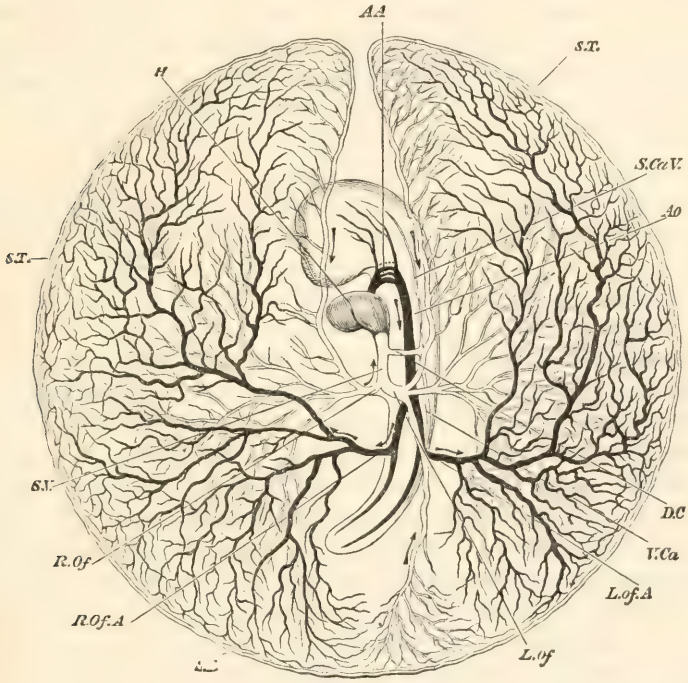


Fig. 133. — Diagramme de la circulation du sac vitellin à la fin du troisième jour de l'incubation (*).

Le reste du sang apporté par les artères vitellines se rend dans les parties latérales d'un tronc veineux limitant l'aire vasculaire qui est appelé le sinus terminal, ST et se divise là de chaque côté en deux courants. Les deux qui, un de chaque côté, se dirigent en arrière, se rencontrent à peu près en face de la queue de l'embryon et se réunis-

(*) *H*, cœur. — *AA*, second, troisième et quatrième arcs aortiques, le premier est oblitéré dans sa portion moyenne mais se continue à son extrémité proximale avec la carotide externe et à son extrémité distale avec la carotide interne. — *AO*, aorte dorsale. — *L.Of.A*, artère vitelline gauche. — *R.Of.A*, artère vitelline droite. — *S.T*, sinus terminal. — *L.Of*, veine vitelline gauche. — *R.Of*, veine vitelline droite. — *S.V*, sinus veineux. — *D.C*, canal de Cuvier. — *S.Ca.V*, veine cardinale supérieure. — *V.Ca*, veine cardinale inférieure. Les veines sont indiquées par leurs contours, les artères sont figurées en noir. Le blastoderme tout entier a été détaché de l'œuf et est supposé vu par sa face inférieure. Le côté gauche est par conséquent à droite et *vice versâ*.

sent en une veine distincte qui, marchant directement en avant parallèlement à l'axe de l'embryon, se déverse dans la veine vitelline gauche. Les deux courants dirigés en avant atteignent une échancrure de la partie antérieure du sinus terminal et débouchent dans une ou, dans quelques cas, dans deux veines qui se dirigent directement en arrière parallèlement à l'axe de l'embryon, et atteignent ainsi les racines du cœur. Lorsqu'il n'y a qu'une de ces veines, elle se réunit au tronc vitellin gauche ; lorsqu'il y en a deux, elles débouchent respectivement dans les troncs vitellins gauche et droit. La veine gauche est toujours beaucoup plus grosse que la droite, et lorsque celle-ci existe, elle devient rapidement de plus en plus petite et finit par disparaître. Après le troisième jour, quoique l'aire vasculaire continue à augmenter d'étendue jusqu'à ce qu'elle enveloppe complètement le vitellus, le sinus terminal devient de moins en moins important.

La description des modifications ultérieures des membranes fœtales et du sac vitellin et leur destinée finale peuvent être traitées concurremment.

Au sixième et au septième jour, ils montrent des changements d'une grande importance.

L'amnios, lorsqu'il s'est fermé complètement au quatrième jour, était appliqué de très près sur le corps du Poulet, la cavité amniotique était, par conséquent, fort petite. Au cinquième jour, un liquide commence à s'accumuler dans cette cavité et soulève la membrane de l'amnios à quelque distance de l'embryon. La cavité devient plus grande encore au sixième jour, et au septième a des dimensions très considérables, le liquide augmentant en même temps. Au sixième jour, Von Baer a observé des mouvements de l'embryon, principalement des membres, il les attribue à l'action de l'air froid au moment de l'ouverture de l'œuf. Au septième jour, des mouvements très apparents commencent à se manifester dans l'amnios lui-même, de lentes contractions vermiculaires s'étendant rhythmiquement dans toute son étendue. L'amnios commence en fait à présenter des pulsations lentes et rhythmiques, et ces pulsations déterminent des mouvements de va-et-vient, un balancement de l'embryon dans l'œuf. Ces pulsations sont probablement dues à la contraction des fibres musculaires involontaires qui semblent exister dans la portion atténuée du mésoblaste, qui entre dans la constitution du repli amniotique. Des mouvements semblables s'observent également dans l'allantoïde à une période beaucoup plus avancée.

L'accroissement de l'allantoïde a été très rapide ; et elle forme un sac aplati recouvrant le côté droit de l'embryon, et s'étendant rapidement dans toutes les directions entre les replis primitifs de l'amnios, c'est-à-dire entre l'amnios proprement dit et le faux amnios ou enve-

loppe séreuse. Elle est remplie de liquide, de sorte que malgré sa forme aplatie, ses parois opposées sont distinctement séparées l'une de l'autre.

L'aire vasculaire a une extension plus grande encore qu'au cinquième jour, mais avec une perte correspondante dans le caractère défini de ses vaisseaux. Le sinus a, à la fin du septième jour, perdu toute sa netteté antérieure, et les vaisseaux qui rapportaient le sang de ce sinus au cœur ne sont plus visibles.

Les artères et les veines vitellines sortent maintenant du corps de l'embryon comme des troncs uniques, prenant de plus en plus l'apparence de simples branches des vaisseaux mésentériques.

Le vitellus est plus fluide encore qu'au jour précédent, et son volume a (d'après Von Baer) augmenté. Cette augmentation ne peut être due qu'à ce qu'il absorbe le blanc d'œuf qui en réalité est en voie de diminution rapide.

Pendant le huitième, le neuvième et le dixième jour, l'amnios ne subit pas de changements très importants. Sa cavité est encore remplie de liquide, et au huitième jour ses pulsations atteignent leur maximum d'intensité pour diminuer à partir de là.

Le clivage du mésoblaste s'est maintenant étendu à la limite externe de l'aire vasculaire, c'est-à-dire sur à peu près les trois quarts du sac vitellin. La somatopleure en ce point est en continuité (comme on le verra aisément en se reportant à la fig. 129) avec le repli externe originel de l'amnios, et par conséquent la continuation du clivage du mésoblaste ne fait qu'augmenter la capacité de la cavité dans laquelle est située l'allantoïde. La croissance de cet organe marche parallèlement à celle de la cavité dans laquelle il est placé. Étendue sur la plus grande partie du sac vitellin, comme une poche aplatie remplie de liquide, elle est maintenant le principal organe de la respiration ; elle est en effet très vasculaire, et on peut observer une différence marquée entre la couleur du sang dans les vaisseaux qui y pénètrent et dans ceux qui en sortent.

Le vitellus commence maintenant à diminuer rapidement de volume. Le sac vitellin devient flasque, et au onzième jour forme une série de replis internes abondamment pourvus de gros troncs veineux. Ainsi la surface d'absorption est considérablement augmentée, et le vitellus est de plus en plus rapidement enlevé par les vaisseaux sanguins, et porté, à un état en partie assimilé, au corps de l'embryon (1).

Au onzième jour, les parois abdominales quoique beaucoup plus flasques et moins solides que les parois du thorax peuvent être considérées comme constituées d'une manière définie, et les anses de l'intestin qui jusque là étaient suspendues dans le pédoncule somatique sont dès maintenant renfermées dans la cavité de l'abdomen. Le corps de l'embryon est par conséquent complet, mais il reste encore rattaché à

(1) Pour des détails à ce sujet, voy. A Courty, Structure des appendices vitellins chez le Poulet (*An. sc. nat.*, 3e série, IX, 1848).

ses divers appendices par un étroit ombilic somatique dans lequel pénètrent le pédoncule de l'allantoïde et le cordon solide qui suspend le sac vitellin.

Le clivage du mésoblaste fait encore des progrès et le vitellus est complètement entouré par un sac splanchnopleural.

L'allantoïde pendant ce temps s'étend rapidement et recouvre l'embryon immédiatement au-dessous de la coquille, n'étant séparée de la membrane coquillière que par l'enveloppe séreuse atténuée formée du repli externe primitif de l'amnios et des restes de la membrane vitelline. L'allantoïde se fusionne en partie avec cette membrane; en ouvrant un œuf au dernier stade de l'incubation, on risque, si l'on ne prend grand soin, de déchirer l'allantoïde en enlevant la membrane coquillière. A mesure que les dimensions et l'importance de l'allantoïde augmentent, les vaisseaux allantoïdiens prennent un développement correspondant.

Vers le seizième jour, le blanc ayant entièrement disparu, le clivage du mésoblaste atteint le pôle de l'œuf opposé à l'embryon et est par conséquent complet (fig. 129). Le sac vitellin, comme l'allantoïde qui l'enveloppe complètement, est maintenant situé dans un espace limité en dehors par l'enveloppe séreuse et continu avec la cavité pleuro-péritonéale du corps de l'embryon. Le liquide allantoïdien renferme alors d'abondants dépôts d'urates.

Les parois lâches et flasques de l'abdomen limitent un espace que l'intestin vide est loin de remplir, et au dix-neuvième jour, le sac vitellin de dimension très réduite, mais encore considérable, est rétracté au travers du pédoncule somatique dans la cavité abdominale qu'il distend largement. En dehors de l'embryon, il ne reste rien que l'allantoïde très vasculaire, et l'enveloppe séreuse et l'amnios qui sont dépourvus de vaisseaux. L'amnios, dont le liquide pendant les derniers jours de l'incubation diminue rapidement, est en continuité à l'ombilic avec les parois du corps de l'embryon. La membrane séreuse (ou repli amniotique primitif externe) est, par l'achèvement du clivage du mésoblaste et la rétraction du sac vitellin, entièrement séparée de l'embryon. La cavité de l'allantoïde, par son pédoncule qui traverse l'ombilic, est nécessairement en communication avec le cloaque.

Lorsque le Poulet est près d'éclore, il appuie son bec contre les membranes de l'œuf et commence à respirer l'air contenu dans la chambre à air. La circulation pulmonaire entre ainsi en activité fonctionnelle, et en même temps le sang cesse de couler dans les artères allantoïdiennes. L'allantoïde se ratatine, l'ombilic se ferme complètement, et le Poulet, brisant la coquille à la grosse extrémité de l'œuf par des coups répétés de son bec, rejette les restes desséchés de l'allantoïde, de l'amnios et de la membrane séreuse et fait son entrée dans le monde.

(117) K. E. von Baer. *Ueb. Entwicklungsgeschichte d. Thiere.* Königsberg, 1828-1837.

(118) F. M. Balfour. The development and growth of the layers of the Blastoderm, et On the disappearance of the Primitive Groove in the Embryo Chick (*Quart. J. of micros. Science*, XIII. 1873).

(119) M. Braun. Die Entwicklung d. Wellenpapagei's, 1re partie (*Arbeit. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*. V. 1879).

(120) M. Braun. Aus d. Entwick. d. Papageien; I. Rückenmark; II. Entwicklung d. Mesoderms; III. Die Verbindungen zwischen Rückenmark u. Darm bei Vogeln (*Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg*. N. F. XIV-XV. 1879-1880).

(121) J. Disse. Die Entwicklung des mittleren Keimblattes im Hühnerei (*Archiv für mikr. Anat.*, XV. 1878).

(122) J. Disse. Die Entstehung d. Blutes u. d. ersten Gefässe im Hühnerei (*Archiv f. mikr. Anat.*, XVI. 1879).

(123) Fr. Duante. Sulla struttura della macula germinativa delle uova di Gallina *Ricerche nel Laboratorio di Anatomia della R. Università di Roma*.

(124) E. Dursy. *Der Primitivstreif des Hühnchens.* 1867.

(125) M. Duval. Etude sur la ligne primitive de l'embryon de Poulet (*Annales des Sciences naturelles*, VII. 1879).

(126) M. Foster and F. M. Balfour. *Elements of Embryology*, 1re partie. London, 1874. Trad. franç. Paris, 1877.

(127) Gasser. Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen (*Schriften d. Gesell. zur Beförd. d. gesammten Naturwiss. zu Marburg*, II. Supplement I. 1879).

(128) A. Götte. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Wirbelthiere. II. Die Bildung d. Keimblatter u. d. Blutes im Hühnerei (*Archiv für mikr. Anat.*, X. 1874).

(129) V. Hensen. Embryol. Mitth. (*Archiv f. mikr. Anat.*, III. 1867.)

(130) W. His. *Untersuch. üb. d. erste Anlage d. Wirbelthierleibes.* Leipzig, 1868.

(131) W. His. *Unsere Körperform und das physiol. Problem ihrer Entstehung.* Leipzig, 1875.

(132) W. His. Der Keimwall des Hühnereies u. d. Entstehung d. parablastischen Zellen (*Zeit. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte*, I. 1876).

(133) W. His. Neue Untersuchungen üb. die Bildung des Hühnerembryo I (*Archiv f. Anat. u. Phys.*, 1877).

(134) E. Klein. Das mittlere Keimblatt in seiner Bezieh. z. Entwick. d. ers. Blutgefässe und Blutkörp. im Hühnerembryo (*Sitzungsber. Wien. Akad.*, LXIII. 1871).

(135) A. Kölliker. *Entwicklungsgeschichte d. Menschen u. d. höheren Thiere.* Leipzig, 1879.

(136) C. Kupffer. Die Entsteh. d. Allantois u. d. Gastrula d. Wirbelth. (*Zoolog. Anzeiger*, II, p. 520, 593, 612. 1879.)

(137) C. Kupffer and B. Benecke. Photogramme z. Ontogenie d. Vögel. (*Nov. Act. d. k. Leop.-Carol.-Deutschen Akad. d. Naturforscher*, XLI. 1879.)

(138) J. Oellacher. Untersuchungen über die Furchung u. Blatterbildung im Hühnerei (*Stricker's Studien*. 1870).

(139) C. H. Pander. *Beiträge z. Entwick. d. Hünchens im Eie.* Würzburg, 1817.

(140) A. Rauber. Ueber die Embryonalanlage des Hühnchens (*Centralblatt für d. medic. Wissenschaften*. 1874-75).

(141) A. Rauber. *Ueber die Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan.* 1876.

(142) A. Rauber. Primitivrinne und Urmund. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens (*Morphol. Jahrbuch*, II. 1876).

(143) A. Rauber. *Primitivstreifen und Neurula der Wirbelthiere in normaler und pathologischer Beziehung.* 1877.

(144) R. Remak. *Untersuch. üb. d. Entwicklung d. Wirbelthiere.* Berlin, 1850-55.

(145) S. L. Schenk. Beitrage z. Lehre v. d. Organanlage im motorischen Keimblatt (*Sitz. Wien. Akad.*, LVII. 1860).

(146) S. L. Schenk. Beiträge z. Lehre v. Amnion (*Archiv f. mikr. Anat.*, VII. 1871).

(147) S. L. Schenk. *Lehrbuch d. vergleich. Embryol. d. Wirbelthiere.* Wien, 1874.

(148) S. Stricker. Mittheil. üb. d. selbstständigen Bewegungen embryonaler Zellen (*Sitz. Wien. Akad.*, XLIX. 1864).

(149) S. Stricker. Beitrage zur Kenntniss des Hühnereies (*Wiener Sitzungsber.*, LIV. 1866).

(150) H. Virchow. *Ueber d. Epithel. d. Dottersackes im Hühnerei.* Inaug. Diss. Berlin, 1875.

(151) W. Waldeyer. Ueber die Keimblätter und den Primitivstreifen bei der Entwicklung des Hühnerembryo (*Zeitschrift fur rationelle Medicin*, 1869).

(152) C. F. Wolff. *Theoria generationis.* Halæ, 1759.

(153) C. F. Wolff. *Ueb. d. Bildung d. Darmcanals im bebrüteten Hünchen.* Halle, 1812.

CHAPITRE IX

REPTILES

La formation des feuillets germinatifs chez les Reptiles est très imparfaitement connue. Le Lézard a été étudié sous ce rapport plus complètement que les autres types, et nous possédons quelques observations éparses sur les Tortues et les Serpents.

L'œuf a chez tous les Reptiles une structure très semblable à celle de celui des Oiseaux. La fécondation s'effectue dans la partie supérieure de l'oviducte et les premiers stades du développement ont invariablement lieu dans l'oviducte. Quelques formes sont vivipares ; quelques-uns des Vermiformes (*Anguis*, *Seps*) parmi les Lézards, quelques Vipérides et Hydrophides parmi les Ophidiens ; mais dans le plus grand nombre des cas les œufs sont pondus, dans la terre humide, le sable, etc. Autour de l'œuf véritable il se dépose dans l'oviducte une coquille (de même nature générale que chez les Oiseaux, quoique d'ordinaire molle) et une quantité variable d'albumine. Le degré de développement atteint dans les formes ovipares avant que les œufs soient pondus varie beaucoup dans les différentes espèces.

Les caractères généraux du développement (dont nous devons surtout la connaissance aux beaux mémoires de Rathke), la structure de l'amnios et de l'allantoïde, etc., sont à peu près les mêmes que chez les Oiseaux.

Les Lézards nous serviront de type pour la classe. Quelques points dignes d'attention du développement des autres groupes seront exposés à la fin du chapitre. La description suivante fondée principalement sur mes observations personnelles s'applique au *Lacerta muralis*.

La segmentation est méroblastique et semblable à celle des Oiseaux. A son achèvement, le blastoderme est divisé en deux feuillets, un épiblaste superficiel d'une seule rangée de cellules et un feuillet inférieur épais de plusieurs rangées. Au-dessous de cette couche de nouveaux segments détachés du vitellus sous-jacent continuent pendant quelque temps à s'ajouter au blastoderme.

Le blastoderme qui est épaissi à son bord s'étend rapidement au-dessus du vitellus. Peu avant que celui-ci soit à moitié recouvert un petit bouclier embryonnaire (aire pellucide) fait son apparition près

du centre du blastoderme. Le bouclier embryonnaire se distingue surtout du reste du blastoderme par le caractère plus columnaire des cellules épiblastiques qui le constituent. Il est un peu pyriforme, son extrémité étroite correspondant à la future extrémité postérieure de l'embryon. A l'extrémité postérieure du bouclier, il se forme une ligne primitive un peu triangulaire consistant en épiblaste en continuité avec une grande masse de cellules mésoblastiques arrondies, formées sans doute principalement, comme chez l'Oiseau, par une prolifération de l'épiblaste. L'hypoblaste est aussi partiellement adhérent à cette masse de cellules. A l'extrémité antérieure de la ligne primitive apparaît une involution épiblastique qui bientôt s'étend en un canal ouvert à ses deux extrémités, qui se dirige obliquement en avant au travers de l'épiblaste et conduit dans la cavité sous-jacente à l'hypoblaste. Les parois de ce canal sont constituées par une couche de cellules columnaires continue tant avec l'épiblaste qu'avec l'hypoblaste. En avant de la ligne primitive le corps de l'embryon se différencie d'abord par la formation d'une plaque médullaire, et en même temps il naît de la ligne primitive une couche de mésoblaste qui s'étend dans toutes les directions entre l'épiblaste et l'hypoblaste. Dans la région de l'embryon la plaque mésoblastique est décrite par Kupffer et Benecke comme continue sur la ligne médiane, mais cela paraît très improbable. A un stade un peu plus avancé, la plaque médullaire se creuse d'un sillon peu profond et le mésoblaste de l'embryon est alors incontestablement formé de deux plaques latérales, une de chaque côté de la ligne médiane. Sur la ligne médiane, la notochorde apparaît comme un épaississement de l'hypoblaste en forme de bourrelet qui se continue en arrière avec la paroi antérieure du canal mentionné plus haut.

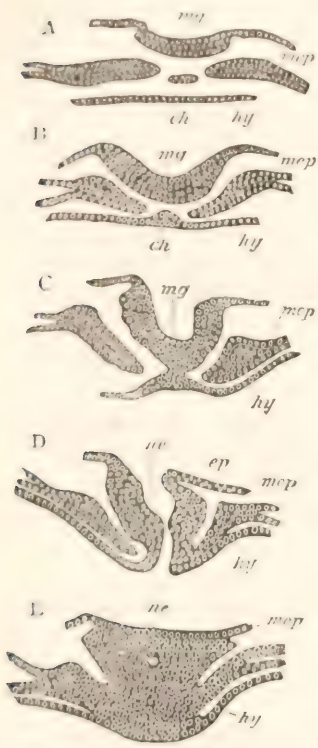


Fig. 144. — Coupes de l'embryon de Lacerta muralis représenté dans la fig. 137 (*).

(*) [illegible] — *mp*, plaque mésoblastique — *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste — *ch*, [illegible] de l'hypoblaste. — *ch*, notochorde. — *ne*, canal neurentérique blastopore. [illegible] du canal neurentérique dans la ligne primitive.

La notochorde ne reste pas longtemps attachée à l'hypoblaste et la séparation est déjà effectuée dans la plus grande partie de la longueur de l'embryon au stade représenté dans la figure 137. La figure 134 représente une série de coupes de cet embryon.

Dans une coupe (A) du tronc de l'embryon un peu en avant de la ligne primitive, on voit une plaque médullaire, avec un sillon peu profond (*mg*), des plaques mésoblastiques bien développées (*mep*), déjà divisées en lames somatique et splanchnique et une notochorde (*ch*) complètement formée indépendante de l'hypoblaste (*hy*). Dans la coupe suivante (B) menée immédiatement en avant de la ligne primitive, la notochorde est attachée à l'hypoblaste et la gouttière médullaire est plus profonde, tandis que dans la coupe (C) qui passe par le bord antérieur de la ligne primitive, la notochorde et l'hypoblaste se confondent avec l'épiblaste. La coupe qui vient ensuite, D, montre le canal neurentérique (*ne*) qui traverse le plancher de la gouttière médullaire et l'hypoblaste; sur le côté droit, la plaque mésoblastique est en continuité avec les parois du canal. La dernière coupe (E) passe par la partie antérieure de la ligne primitive en arrière du canal neurentérique. Le mésoblaste, l'épiblaste et, jusqu'à un certain point, l'hypoblaste, sont maintenant confondus sur la ligne axiale, et au milieu de leur masse, on voit un diverticule étroit (*ne*) qui est probablement équivalent au diverticule postérieur du canal neural des Oiseaux (voy. p. 154).

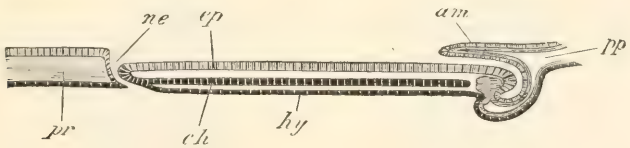


Fig. 135. — Coupe diagrammatique longitudinale d'un embryon de *Lacerta* (*).

La coupe longitudinale, diagrammatique (fig. 135), fera bien comprendre les caractères généraux de ce stade. En avant, on voit l'amnios (*am*) s'étendant au-dessus de la tête de l'embryon. La notochorde (*ch*) forme un cordon indépendant dans la plus grande partie de la longueur de l'embryon, mais se confond avec l'hypoblaste un peu en avant du canal neurentérique. Le canal neurentérique se montre en *ne*, et en arrière de lui est la partie antérieure de la ligne primitive.

Il est intéressant de noter les relations remarquables de la notochorde avec les parois du canal neurentérique. Des relations plus ou moins semblables

(*) *pp*, cavité générale. — *am*, amnios. — *ne*, canal neurentérique. — *ch*, notochorde. — *hy*, hypoblaste. — *ep*, épiblaste de la plaque médullaire. — *pr*, ligne primitive. Dans la ligne primitive tous les feuillets sont en partie confondus.

sont également bien marquées chez l'Oie et le Poulet, elles viennent confirmer la conclusion tirée des formes inférieures des Vertébrés que la notochorde est essentiellement hypoblastique.

Le canal situé à l'extrémité antérieure de la ligne primitive forme la limite postérieure de la plaque médullaire, quoique la gouttière primitive ne se continue pas d'abord en arrière jusqu'à lui. La paroi antérieure de ce canal relie la plaque médullaire au bourrelet notochordal de l'hypoblaste. Au stade représenté dans les fig. 134 et 137 la gouttière médullaire a atteint en arrière l'orifice du canal qui est ainsi enfermé entre les replis médullaires et forme un véritable canal neurentérique (1).

Il convient maintenant de dire quelques mots de ce que l'on sait de la destinée ultérieure du canal neurentérique et du premier développement de l'allantoïde. D'après Strahl, dont les observations ont porté sur le *Lacerta viviparus*, le canal se ferme graduellement de bas en haut et est oblitéré avant l'achèvement du canal neural. L'extrémité postérieure du tube digestif paraît aussi devenir un canal clos avant ce stade.

Chez le *Lacerta muralis*, l'évolution paraît être un peu différente, et il est plus particulièrement à noter que dans cette espèce l'intestin postérieur ne se ferme que longtemps après l'achèvement du canal neural. A un stade un peu postérieur au dernier décrit, le canal neurentérique devient plus étroit.

Le premier stade que j'ai observé ensuite est beaucoup plus avancé ; le canal neural est complètement clos, et la flexion de l'embryon a déjà fait son apparition. Il existe encore un canal neurentérique bien développé, quoiqu'en forme de fente, mais par analogie avec les Oiseaux, il n'est pas impossible qu'il puisse s'être fermé et réouvert ensuite. Il a, dans tous les cas, les mêmes relations qu'au stade précédent.

De l'extrémité du canal médullaire il conduit (au point où ses parois se continuent avec les cellules de la ligne primitive) autour de l'extrémité de la notochorde qui est en continuité en ce point avec le cordon médullaire au travers de l'hypoblaste. Ce dernier feuillet est encore une lame aplatie sans replis latéraux ; mais il donne naissance en arrière du canal neurentérique, à un diverticule aveugle dirigé en arrière, situé dans la cavité générale en arrière de l'embryon et ouvert à la face ventrale de l'extrémité postérieure en apparence de la ligne primitive. Il n'est guère douteux que ce diverticule ne soit le commencement de l'allantoïde.

A un stade un peu plus avancé la disposition de ces parties a subi quel-

(1) Kupffer et Benecke (n° 154) donnent une description très différente des premiers phénomènes du développement des Lézards, surtout en ce qui a rapport au canal neurentérique. Ils disent que cet organe est fermé inférieurement et forme par conséquent un sac aveugle ouvert à l'extérieur. Ils considèrent l'extrémité ouverte comme le blastopore, interprétation qui s'accorde avec la mienne ; mais ils regardent le sac comme se rattachant de l'allantoïde et soutiennent qu'il est équivalent à l'archentéron de l'Amphioxus. Je n'ai pas besoin de dire que je crois que Kupffer et Benecke se sont trompés en niant l'existence de l'orifice ventral de cet organe. Kupffer, dans un mémoire ultérieur (n° 155), dit que sa description que je donne de sa structure ne correspond pas à la réalité. Je laisse avec une parfaite confiance le soin de décider sur ce point aux lecteurs observateurs, et je puis dire que mes observations ont déjà été entièrement confirmées par Strahl (n° 160), qui y a ajouté, sur les stades plus avancés, quelques observations auxquelles j'aurai à faire allusion plus loin.

ques changements. On voit leurs relations dans les coupes représentées dans la figure 136.

La coupe antérieure (A) passe par l'orifice du canal neurentérique (*ne*) dans le tube digestif. Au-dessus de cet orifice, elle intéresse la ligne primitive (*pr*) près de son point d'union avec les parois du canal médullaire. L'hypoblaste est replié en dedans sur les côtés, mais l'intestin est encore ouvert en dessous. L'amnios est complètement constitué. Dans la coupe figurée ensuite (B), la quatrième de ma série, l'intestin est complètement fermé, et le mésoblaste s'est uni sur les côtés avec le tissu axial de la ligne primitive. On voit en *v* les vaisseaux qui se rendent à l'allantoïde.

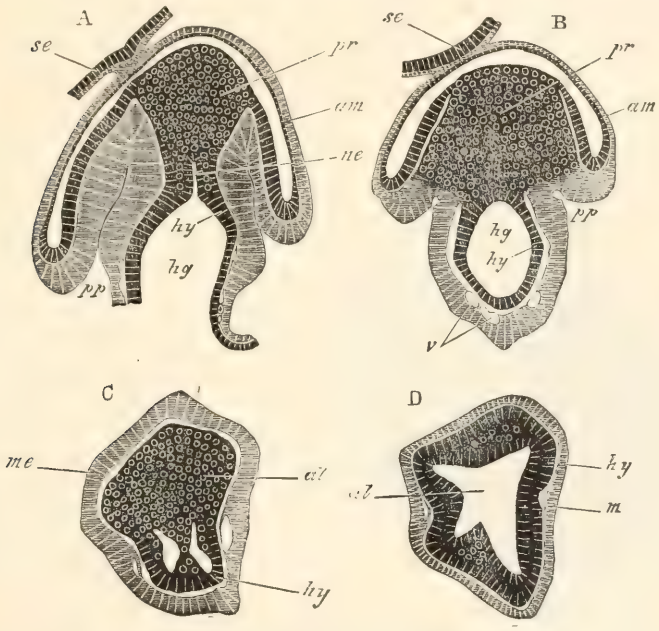


Fig. 136. — Quatre coupes transversales de l'extrémité postérieure d'un jeune embryon de *Lacerta muralis* (*).

Les trois coupes suivantes ne sont pas figurées, mais elles présentent les mêmes caractères que (B), si ce n'est que la ligne primitive devient rapidement plus petite et la lumière de l'intestin plus étroite. La coupe suivante (C) représente, je crois, seulement le pédoncule du diverticule allantoïdien. Ce diverticule paraît être formé comme à l'ordinaire d'hypoblaste (*hy*) entouré par le mésoblaste splanchnique (*me*), et fait saillie dans la portion de la cavité gé-

(*) Les coupes A et B intéressent l'embryon tout entier, tandis que C et D intéressent seulement l'allantoïde qui à ce stade fait saillie dans la région de la cavité générale postérieure à la ligne primitive.

ne, canal neurentérique. — *pr*, ligne primitive. — *hg*, intestin postérieur. — *hy*, hypoblaste. — *pp*, cavité générale. — *am*, amnios. — *se*, enveloppe séreuse (lame externe du repli amniotique non encore séparée de la lame interne ou vrai amnios). — *al*, allantoïde. — *me*, paroi mésoblastique de l'allantoïde. — *v*, vaisseaux se rendant à l'allantoïde.

nerale située en arrière de l'embryon. Sa position dans la cavité générale détermine son apparence un peu singulière dans la figure. Si la coupe tout entière avait été représentée, l'allantoïde serait enfermée dans un espace intermédiaire entre la membrane séreuse (*s*) et une couche de mésoblaste splanchnique qui a été aussi omise dans la fig. B (1). Elle est encore dirigée directement en arrière, comme elle l'est primitivement chez le Poulet (voyez fig. 131 A et Gasser, n° 127, pl. V, fig. 1 et 2). Je ne m'explique pas le caractère double en apparence de la lumière de l'allantoïde. Dans la coupe suivante (non figurée) la lumière du pédoncule allantoïdien est plus large, mais encore double en apparence, tandis que dans la dernière coupe (D) la lumière est beaucoup plus large et simple. Le canal neurentérique paraît se fermer, peu après le dernier stade décrit, quoique la suite de son histoire n'ait pas été suivie en détail.

Développement général de l'embryon.

La formation de l'embryon commence avec l'apparition de la plaque médullaire dont les côtés se développent bientôt pour former les replis médullaires. La gouttière médullaire est développée dans la partie antérieure avant qu'aucune trace n'en soit visible en arrière. D'une manière générale la fermeture de la gouttière s'effectue comme chez les Oiseaux, mais la partie antérieure du corps se détache de très bonne heure, s'enfonce dans le vitellus, et est recouverte par l'amnios comme par un capuchon (fig. 135 et 137). Tous ces phénomènes s'effectuent avant la fermeture du canal médullaire, de sorte que les changements de cette partie sont entièrement cachés à la vue.

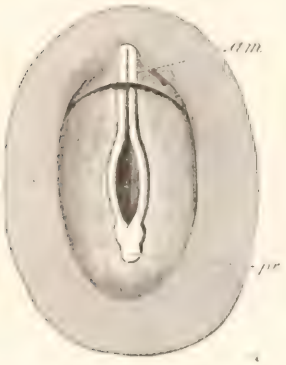


Fig. 137. — Vue de face d'un jeune embryon de *Lacerta muralis* (*).

La fermeture du canal médullaire commence dans le cou et s'étend en avant et en arrière; toute la région de l'encéphale est fermée tandis que la gouttière est encore largement ouverte en arrière.

Les stades ultérieurs du développement de l'embryon du Lézard ne demandent pas une description détaillée, car ils présentent la plus grande analogie avec ceux déjà décrits pour les Oiseaux. L'embryon

(1) A cause de la difficulté d'obtenir des matériaux, je n'ai pu préparer que les deux séries de coupes qui viennent d'être décrites, et en l'absence d'une quantité plus complète, il y a dans l'interprétation de ces coupes quelques points qui doivent rester douteux.

(*) [illegible] — [illegible] primitive.

s'incline bientôt sur le côté gauche, puis, se détachant d'une manière continue du vitellus, il passe par la série des changements de forme avec laquelle le lecteur est déjà familier. La figure 138 représente un embryon avancé. Le développement précoce et la grande longueur de la queue qui est enroulée en spirale sous la face ventrale est un caractère spécial sur lequel il convient d'appeler l'attention du lecteur.

Membranes embryonnaires et sac vitellin.

Le premier développement de la portion céphalique de l'amnios a déjà été indiqué ; les premières traces s'en montrent alors que la gouttière médullaire est encore extrêmement peu profonde. La plaque médullaire dans la région de la tête forme une bande axiale d'épiblaste un peu épaissi. Le bord même de cette plaque coïncide avec la ligne du repli amniotique, et comme ce repli s'élève, les deux côtés de la plaque se recourbent au-dessus de l'embryon et donnent naissance à la lame interne de l'amnios, ou amnios proprement dit. La coupe (fig. 135) représentant l'origine du capuchon amniotique de la tête montre bien comment l'espace intermédiaire aux deux lames de l'amnios est en continuité avec la cavité générale. L'amnios enveloppe complètement l'embryon de très bonne heure (fig. 136 A et B), et sa lame externe ou membrane séreuse, après s'être séparée de l'amnios vrai, se rapproche bientôt de la membrane vitelline et se confond avec elle.

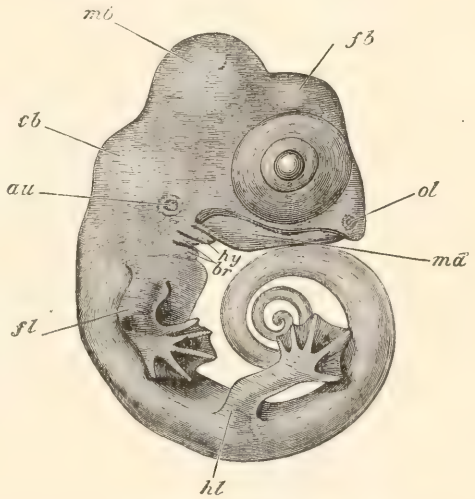


Fig. 138. — Embryon avancé de *Lacerta muralis* vu par réflexion (*).

Le premier développement de l'allantoïde comme un diverticule de l'hypoblaste recouvert par le mésoblaste splanchnique à l'extrémité postérieure en apparence de la ligne primitive, a été décrit aux pages 190-192. L'allantoïde continue pendant quelque temps à se diriger directement en arrière, mais prend graduellement une direction plus

(*) L'embryon enroulé était long de 7 millimètres. — *fb*, cerveau antérieur. — *mb*, cerveau moyen — *cb*, cervelet. — *au*, vésicule auditive (fermée). — *ol*, fossette olfactive. — *md*, mandibule. — *hy* arc hyoïdien. — *br*, arcs branchiaux. — *fl*, membre antérieur. — *hl*, membre postérieur.

ventrale, et, à mesure qu'elle augmente de dimension, s'étend dans l'espace intermédiaire à la membrane séreuse et à l'amnios pour former un grand sac aplati, immédiatement au-dessous de la membrane séreuse, et richement vascularisé.

Le sac vitellin. — Le blastoderme s'étend chez le Lézard avec une très grande rapidité au-dessus du vitellus pour former le sac vitellin. L'apparition précoce de l'aire pellucide ou, comme elle a été appelée par Kupffer et Benecke, du bouclier embryonnaire, a déjà été notée. En dehors d'elle une aire vasculaire qui a la même fonction que chez le Poulet ne tarde pas à faire son apparition. Dans tous les Reptiles les canaux vasculaires qui se développent dans l'aire vasculaire, et les vaisseaux qui y apportent le sang ou le reportent à l'embryon sont très semblables à ceux du Poulet. Chez le Serpent le sinus terminal n'atteint jamais un développement aussi apparent, et chez les Chéloniens le stade avec une paire d'artères vitellines est précédé par un stade où l'aire vasculaire reçoit le sang comme elle le fait d'une manière permanente chez beaucoup de Mammifères, par de nombreux troncs artériels transversaux qui naissent de l'aorte dorsale (Agassiz, n° 164). L'aire vasculaire enveloppe graduellement le vitellus tout entier, mais beaucoup plus lentement que le blastoderme général.

Ophidiens. — Il y a, comme on pouvait le prévoir, une très grande ressemblance dans le développement général entre les Lacertiens et les Ophidiens. Les embryons de tous les Amniotes sont, pendant une partie de leur développement, plus ou moins enroulés en spirale selon leur grand axe. Cette disposition est bien marquée dans le Poulet du troisième jour; elle est plus prononcée encore dans le Lézard (fig. 138); mais elle atteint son maximum chez la Couleuvre. L'embryon de Couleuvre tout entier, lorsqu'il est le plus pelotonné (Dutrochet, Rathke), a un peu la forme d'un *Trochus;* la base de la spirale est formée par la tête, et la plupart des tours sont constitués par la queue; il y a en tout à ce stade sept tours, et la spirale est dextre.

Un autre point digne d'attention chez la Couleuvre est l'absence dans l'embryon de toute trace extérieure de membres. On aurait pu supposer, par analogie avec les arcs branchiaux, que l'embryon conserverait des rudiments de membres même lorsque les membres font défaut chez l'adulte. Tel n'est cependant pas le cas. Il est toutefois très possible que des rudiments des fentes et des arcs branchiaux aient été conservés parce que ces organes fonctionnent chez la larve (Amphibiens) après avoir perdu toute importance chez l'adulte, et que les membres aient disparu même chez l'embryon parce que dans leur atrophie graduelle il n'y avait pour l'organisme aucun avantage à ce qu'ils soient spécialement conservés à aucune période de la vie (1).

(1) Il est très probable que dans les Ophidiens qui conservent encore des traces de membres, on en trouverait des traces plus apparentes chez l'embryon que chez l'adulte.

Chéloniens (1). — Dans leur premier développement autant qu'il est

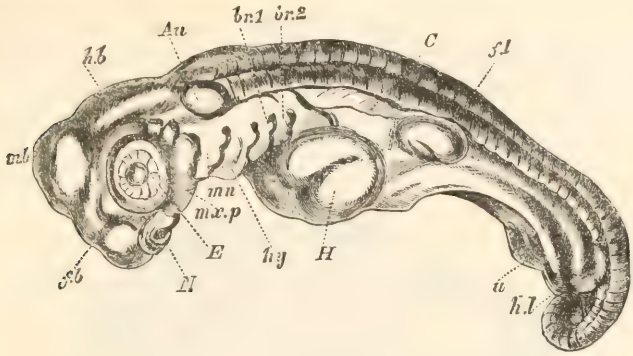


Fig. 139. — *Chelone midas*, premier stade (*).

connu, les Chéloniens ressemblent aux Lacertiens. L'amnios apparaît

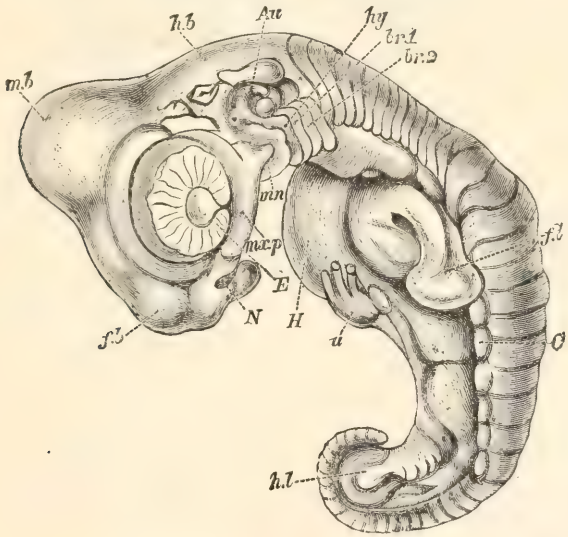


Fig. 140. — *Chelone midas*, deuxième stade (**).

de bonne heure et forme bientôt un grand capuchon céphalique ; avant que le développement ait fait beaucoup de progrès, l'embryon se

(1) Voy. Agassiz (n° 164), Kupffer et Benecke (n° 154), et Parker (n° 165).

(*) *au*, capsule auditive. — *br* 1 et *br* 2, arcs branchiaux. — *C*, carapace. — *E*, œil. — *f.b*, cerveau antérieur. — *f.l*, membre antérieur. — *H*, cœur. — *hb*, cerveau postérieur. — *hl*, membre postérieur. — *hy*, hyoïde. — *mb*, cerveau moyen. — *mn*, mandibule. — *mx.p*, système maxillo-palatin. — *N*, narines. — *u*, ombilic.

(**) Les lettres comme dans la figure 139.

tourne vers le côté gauche. La queue dans un grand nombre d'espèces atteint un développement très considérable (fig. 141). La particularité la plus importante que présente la forme de l'embryon (fig. 139, 140 et 141) est déterminée par le développement de la carapace. Le premier rudiment de la carapace apparaît sous la forme de deux replis longitudinaux s'étendant au-dessus de la ligne d'insertion des membres antérieurs et postérieurs qui ont déjà fait leur apparition (fig. 139). Ces

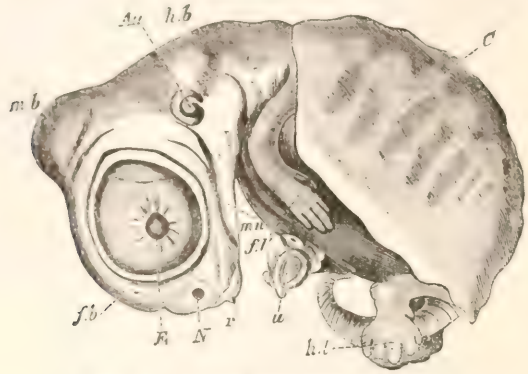


Fig. 141. — *Chelone mydas*, troisième stade *.

replis se prolongent plus tard de façon à indiquer sur la face dorsale l'aire de la carapace ; à la surface de cette aire se forment des plaques cornées (écaille de la Tortue), et dans le mésoblaste sous-jacent, les éléments osseux de la carapace (fig. 140 et 141).

Immédiatement après l'éclosion, le sac vitellin se rétracte dans le corps, et la portion externe de l'allantoïde s'atrophie.

Développement général.

(154) C. Kupffer et Benecke. *Die erste Entwicklung am Ei d. Reptilien*. Königsberg, 1878.

(155) C. Kupffer. Die Entstehung d. Allantois u. d. Gastrula d. Wirbelthiere (*Zoologischer Anzeiger*), II, pp. 520, 593, 612. — 1879).

Lacertiens.

(156) F. M. Balfour. On the early Development of the Lacertilia, together with some observations, etc. (*Quart. J. of Micr. Science*, XIX. 1879.)

(157) Emmert u. Hochstetter. Untersuchung üb. d. Entwick. d. Eidechsen in ihren Eiern. (*Beitr. z. Anat.*, X. 1811.)

(158) M. Lereboullet. Développement de la Truite, du Lézard et du Limnée. II. Embryologie du Lézard (*Ann. Sci. nat.*, 4e série, XVII, 1862).

(159) W. K. Parker. Structure and Devel. of the Skull in Lacertilia (*Phil. Trans.*, CLXX, p. 2. 1879).

* [illegible] et 1e. — r, rostre.

(160) H. Strahl. Ueb. d. Canalis myeloentericus d. Eidechse (*Schrift. d. Gesell. z. Beför. d. gesam. Naturwiss.* Marburg. 23 juillet 1880).

Ophidiens.

(161) H. Dutrochet. Recherches sur les enveloppes du fœtus (*Mém. Soc. méd. d'Émulation*, VIII. Paris, 1816).

(162) W. K. Parker. On the skull of the common Snake (*Phil. Trans.*, 2e partie, CLXIX, 1878).

(163) H. Rathke. *Entwick. d. Natter.* Königsberg. 1839.

Chéloniens.

(164) L. Agassiz. *Contributions to the Natural History of the United States*, II. 1857. *Embryology of the Turtle.*

(165) W. K. Parker. On the development of the skull and nerves in the green Turtle (*Proc. of the Roy. Soc.*, XXVIII. 1879). Voy. aussi *Nature*, 14 avril 1879, et *Challenger Reports*, I. 1880.

(166) H. Rathke. *Ueb. d. Entwicklung d. Schildkröten.* Braunschweig, 1848.

Crocodiliens.

(167) H. Rathke. *Ueber die Entwicklung d. Krokodile.* Braunschweig, 1866.

CHAPITRE X

MAMMIFÈRES

Les recherches classiques de Bischoff sur l'embryologie de plusieurs types de Mammifères, aussi bien que celles d'autres observateurs, nous ont fait connaître la forme générale des embryons des Placentaires et ont montré que, excepté dans les premiers stades du développement, il y a une très grande ressemblance entre eux. Plus récemment Hensen, Schafer, Kölliker, Van Beneden et Lieberkühn ont apporté une grande lumière sur les points plus obscurs des premières périodes du développement, surtout chez le Lapin. Pour les premiers stades le Lapin nous servira nécessairement de type, mais il y a des motifs de penser que l'on rencontrera des variations non sans importance dans d'autres espèces, et il n'est pas actuellement aisé d'assigner à quelques-uns des caractères du développement leur véritable valeur.

Nous n'avons aucune connaissance des premiers phénomènes du développement des Ornithodelphes ou des Marsupiaux.

L'œuf en sortant de l'ovaire est reçu par l'extrémité laciniée de la trompe de Fallope, le long de laquelle il descend lentement. Il est encore revêtu de la zona radiata, et chez le Lapin, il s'entoure dans sa descente d'une enveloppe albumineuse. La fécondation a lieu dans la partie supérieure de la trompe de Fallope et est bientôt suivie par la segmentation qui, fait remarquable chez les Amniotes, est complète.

Quoique ce processus, dont les brillantes recherches d'Ed. Van Beneden ont fait connaître les détails, ait été déjà brièvement exposé tel qu'il se présente chez le Lapin (tome Ier, p. 87), il convient de le décrire de nouveau avec un peu plus de détails.

L'œuf se divise d'abord en deux sphères presque égales dont l'une est un peu plus grosse et plus transparente que l'autre. La sphère la plus grosse et ses produits seront appelés sphères épiblastiques ; la plus petite et ses produits, sphères hypoblastiques, d'après leur destination différente.

L'une et l'autre sphères se divisent en deux et chacune des quatre ainsi formées se divise à son tour en deux, de là résulte un stade à huit segments. Au moment de leur première séparation ces segments sont sphériques et disposés en deux couches dont l'une est formée des

quatre sphères épiblastiques et l'autre des quatre hypoblastiques. Cette disposition ne persiste pas longtemps, mais une des sphères hypoblastiques prend une position centrale et l'œuf tout entier redevient sphérique.

A la phase suivante de la segmentation chacune des quatre sphères épiblastiques se divise en deux et l'œuf est ainsi constitué par douze sphères, huit épiblastiques et quatre hypoblastiques. Les sphères épiblastiques sont maintenant devenues notablement plus petites que les sphères hypoblastiques. Les quatre sphères hypoblastiques se divisent ensuite, donnant, avec les huit épiblastiques, seize sphères en tout qui sont de dimension à peu près uniforme. Des huit sphères hypoblastiques, quatre se placent bientôt au centre pendant que les huit sphères épiblastiques superficielles forment une sorte de coupe entourant en partie les sphères hypoblastiques. Puis les sphères épiblastiques se divisent à leur tour en donnant naissance à seize sphères qui entourent en grande partie les sphères hypoblastiques. La segmentation tant des sphères épiblastiques qu'hypoblastiques continue et, pendant qu'elle s'effectue, les sphères épiblastiques s'étendent de plus en plus au-dessus des sphères hypoblastiques, de

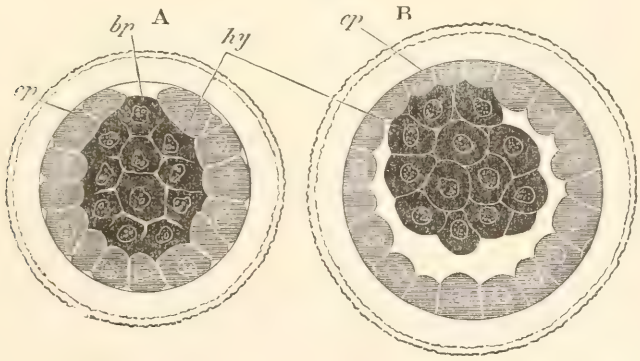


Fig. 142. — Coupes optiques d'un œuf de Lapin à deux stades peu après la segmentation (d'après E. Van Beneden) (*).

sorte qu'à la fin de la segmentation les sphères hypoblastiques constituent une masse centrale solide, presque entièrement entourée par les sphères épiblastiques. Sur un petit espace circulaire cependant les sphères hypoblastiques restent quelque temps exposées à la surface (fig. 142 A).

Le processus de la segmentation tout entier est achevé chez le Lapin environ soixante-dix heures après la fécondation. Les cellules

(*) *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste primaire. — *bp*, blastopore de Van Beneden. L'épiblaste et l'hypoblaste sont ombrés d'une manière diagrammatique.

épiblastiques sont alors claires et de forme irrégulièrement cubique, tandis que les cellules hypoblastiques sont polygonales et granuleuses et un peu plus grosses que les cellules épiblastiques.

L'interruption du feuillet épiblastique au point où les cellules hypoblastiques sont exposées à la surface peut pour la commodité être appelée avec Van Beneden le blastopore, bien qu'il soit très peu probable qu'elle corresponde d'une manière quelconque au blastopore des œufs des autres Vertébrés (1).

Après la segmentation, l'œuf arrive dans l'utérus. Les cellules épiblastiques s'étendent bientôt au-dessus du blastopore et forment ainsi une couche superficielle complète. Puis s'effectuent une série de changements qui aboutissent à la formation de ce qui a été appelé la *vésicule blastodermique*. Nous devons à Ed. Van Beneden une description complète de ces changements; mais nous sommes redevables encore à Hensen et à Kölliker de précieuses observations surtout sur les stades avancés du développement de cette vésicule.

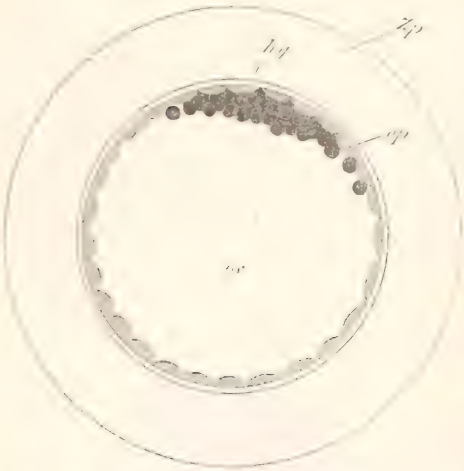


Fig. 141. — Œufs de Lapin de 70 à 90 heures après la fécondation (d'après E. Van Beneden) (*).

Ces changements commencent par l'apparition entre l'épiblaste et l'hypoblaste d'une cavité étroite qui s'étend de façon à séparer complètement les deux feuillets excepté dans la région voisine du point où était originellement situé le blastopore (fig. 142 B) (2). La cavité ainsi formée augmente rapidement de dimension, et avec elle l'œuf qui prend bientôt la forme d'une vésicule à minces parois avec une vaste cavité centrale. Cette vésicule est la vésicule blastodermique. La plus

(1) D'après Bischoff, peu de temps après la fécondation et avant le commencement de la segmentation, les œufs du Lapin et du Cochon d'Inde sont couverts de cils et montrent le phénomène de la rotation. Ce phénomène n'a pas été noté par d'autres observateurs.

(2) Van Beneden regarde comme probable que le blastopore a une position un peu excentrique par rapport à l'aire de contiguité de la masse hypoblastique et de l'épiblaste.

(*) *ca*, cavité de la vésicule blastodermique (sac vitellin). — *cp*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste primitif. *Zp*, enveloppe transparente (zone pellucide).

grande partie de ses parois sont formées d'une seule rangée de cellules épiblastiques aplaties ; tandis que les cellules hypoblastiques forment une petite masse lenticulaire attachée au côté interne des cellules épiblastiques (fig. 143).

Chez les Vespertilionides, Van Beneden et Julin ont montré que l'œuf subit à la fin de la segmentation des changements de nature plus ou moins semblable à ceux du Lapin ; le blastopore paraîtrait cependant être plus large et persister même après que la cavité de la vésicule blastodermique a commencé à se développer.

Quoique à ce stade, qui s'observe chez le Lapin de soixante-dix à quatre-vingt-dix heures après la fécondation, la vésicule blastodermique soit loin d'avoir atteint sa plus grande dimension, elle s'est cependant accrue d'environ $0^{mm},09$, dimension de l'œuf à la fin de la segmentation, à environ $0^{mm},28$; elle est enfermée dans une membrane formée de la zona radiata et de la couche muqueuse qui l'entoure. La vésicule blastodermique continue à grandir rapidement et pendant le processus la masse hypoblastique subit des changements importants. Elle s'étend à la face interne de l'épiblaste et en même temps perd sa forme lenticulaire et s'aplatit ; la partie centrale reste cependant plus épaisse, et est constituée par deux rangées de cellules, tandis que la partie périphérique dont la limite externe est irrégulière est formée d'une couche imparfaite de cellules amœboïdes qui s'étendent d'une manière continue de plus en plus loin sous l'épiblaste. L'épaississement central de l'hypoblaste forme sur le blastoderme une tache circulaire opaque qui constitue le commencement de l'*aire embryonnaire*.

L'histoire des stades qui suivent immédiatement, depuis le commencement du cinquième jour jusqu'au septième jour, où la ligne primitive fait son apparition, est imparfaitement connue et a été interprétée très différemment par Van Beneden (n° 171) d'une part et par Kölliker (n° 184), Rauber (n° 187) et Lieberkühn (n° 186) de l'autre. J'ai moi-même, en collaboration avec mon élève M. Heape, fait sur ces stades quelques recherches qui ne m'ont malheureusement pas encore conduit à concilier d'une manière satisfaisante les vues opposées.

D'après Van Beneden, environ cinq jours après la fécondation, les cellules hypoblastiques de l'aire embryonnaire se divisent en deux couches distinctes : une couche supérieure de petites cellules adjacentes à l'épiblaste et une couche inférieure de cellules aplaties qui forment l'hypoblaste véritable. Au bord de l'aire embryonnaire, l'hypoblaste est en continuité avec un cercle périphérique des cellules amœboïdes du stade antérieur, qui forment maintenant, excepté au bord du cercle, une couche continue de cellules aplaties, en

contact avec l'épiblaste. Pendant le sixième jour, les cellules aplaties de l'épiblaste sont considérées par Van Beneden comme devenant columnaires. L'aire embryonnaire s'étend graduellement et prend une forme ovale. Une portion centrale plus claire se montre bientôt et s'étend graduellement jusqu'à ce qu'enfin la portion sombre forme un croissant à la partie postérieure de l'aire embryonnaire devenue maintenant un peu pyriforme. La partie claire est formée d'épiblaste columnaire et d'hypoblaste seulement, tandis que, dans la partie sombre, il existe également une couche de mésoblaste dérivée de la couche intermédiaire du cinquième jour. C'est dans cette aire plus sombre que la ligne primitive apparaît au commencement du septième jour.

Kölliker, suivant la direction originellement tracée par Rauber, est arrivé à des résultats très différents. Il part du stade à trois couches décrit par Van Beneden pour le cinquième jour, mais n'a pas d'observations personnelles sur l'origine de la couche moyenne. Il considère la couche externe comme une couche provisoire de cellules protectrices formant une partie de la paroi de la vésicule originelle ; il regarde la couche moyenne comme l'épiblaste véritable et la couche interne comme l'hypoblaste.

Pendant le sixième jour il trouve que les cellules de la couche externe cessent peu à peu de former une couche continue et finalement disparaissent ; tandis que les cellules de la couche moyenne deviennent columnaires et forment l'épiblaste columnaire présent dans l'aire embryonnaire à la fin du sixième jour. Le mésoblaste prend son origine dans la région et à la formation de la ligne primitive.

Les recherches de Heape et de moi-même ne s'étendent pas jusqu'à la première formation de la couche intermédiaire qui s'observe au cinquième jour. Nous trouvons au sixième jour dans les vésicules germinales d'un diamètre d'environ $2^{mm},2$ à $2^{mm},5$ avec aire embryonnaire d'environ $0^{mm},8$ que celle-ci (fig. 144) dans toute son étendue est constituée par :

1° Une couche de cellules hypoblastiques aplaties ;

2° Une couche un peu irrégulière d'éléments plus columnaires épaisse également dans quelques points d'une seule rangée, dans d'autres points de deux ou plusieurs rangées ;

3° A la surface des éléments aplatis qui ne forment cependant pas une couche continue et sont intimement rattachés aux cellules columnaires sous-jacentes.

Nos résultats, quant à la structure du blastoderme à ce stade, correspondent par conséquent avec ceux de Kölliker, mais sur un point important nous sommes arrivés à une conclusion différente. Kölliker dit qu'il n'a jamais trouvé les éléments aplatis en train de devenir columnaires. Nous croyons que dans un grand nombre de cas nous avons pu les suivre dans ce changement et nous avons essayé de le montrer dans notre figure.

Nos aires embryonnaires plus âgées étaient un peu pyriformes, mesurant environ $1^{mm},19$ de longueur et $0^{mm},85$ de largeur. Nous en possédons plusieurs, dont quelques-unes d'un Lapin dans lequel nous avons aussi trouvé des aires plus jeunes et encore presque circulaires. Toutes présentaient une opacité postérieure distinctement marquée, formant une ligne primitive commençante, mais évidemment moins avancée que dans le blastoderme représenté dans la figure 148.

Dans les spécimens les plus jeunes, l'épiblaste en avant de la ligne primitive était formé d'une seule rangée de cellules columnaires (fig. 146 A), il n'existait pas de mésoblaste et l'hypoblaste était formé d'une couche de cellules aplaties. Dans la région immédiatement en avant de la ligne primitive une couche irrégulière de cellules mésoblastiques était interposée entre l'épiblaste et l'hypoblaste. Dans la partie antérieure de la ligne primitive elle-même (fig. 146 B)

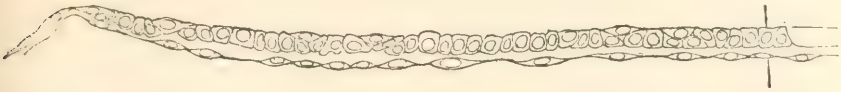


Fig. 144. — Coupe de l'aire embryonnaire presque circulaire d'un œuf de Lapin de 6 jours et 9 heures et de 0mm,8 de diamètre (*).

il y avait une couche de mésoblaste présentant une extension latérale considérable, tandis que sur la ligne médiane on observait une prolifération distincte d'éléments mésoblastiques aux dépens des cellules épiblastiques. Dans les coupes postérieures l'extension latérale du mésoblaste était moindre, mais les cellules mésoblastiques formaient un cordon plus épais sur la ligne axiale.

Par suite du caractère peu satisfaisant des données que nous possédons l'essai qui suit pour établir l'histoire du cinquième et du sixième jour doit être regardé comme provisoire (1). Au commencement du cinquième jour l'épaississement central de ce qui a été appelé l'hypoblaste primitif se divise en deux couches : l'inférieure est en continuité avec l'hypoblaste périphérique et est formée de cellules aplaties, tandis que la supérieure est formée de petits éléments arrondis. L'épiblaste superficiel est lui-même formé de cellules aplaties.

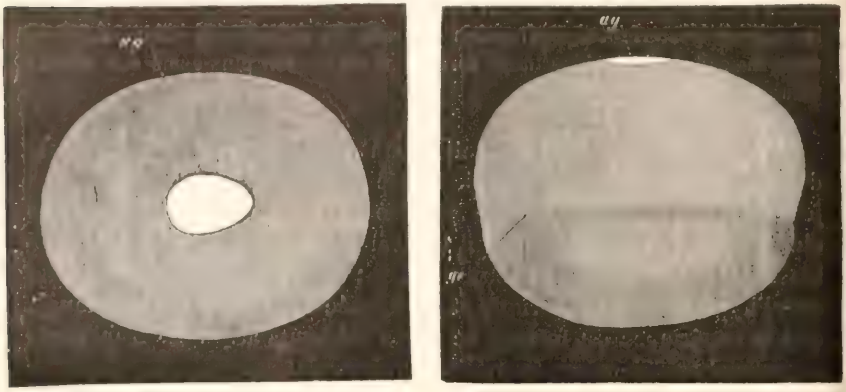
Pendant le cinquième jour des changements remarquables ont lieu dans l'épiblaste de l'aire embryonnaire. Il est probable que ses cellules constituantes augmentent en nombre et deviennent l'une après l'autre columnaires, et que dans le processus elles s'appuient contre la couche sous-jacente d'éléments arrondis, de sorte que les deux couches cessent de pouvoir se distinguer et que l'aire embryonnaire *tout entière* acquiert les caractères représentés dans la figure 144 (2). Vers la fin du sixième jour l'aire embryonnaire devient ovale, mais les chan-

(1) L'essai que je fais ici d'esquisser l'histoire suivie avec les données contradictoires à ma disposition n'est pas entièrement satisfaisant. Si l'opinion de Kölliker venait à se montrer exacte, l'origine du feuillet moyen du cinquième jour que Kölliker croit devenir l'épiblaste permanent, devrait être étudiée de nouveau pour déterminer s'il dérive réellement, comme le dit Van Beneden, de l'hypoblaste primitif.

(2) La coupe représentée paraîtra peut-être justifier difficilement cette vue; l'examen d'un plus grand nombre de coupes lui est cependant plus favorable, mais il faut admettre que l'interprétation est loin d'être entièrement satisfaisante.

(*) Cette coupe montre le caractère particulier de la couche supérieure avec un certain nombre de cellules superficielles aplaties et représente à peu près la moitié de l'aire embryonnaire.

gements qui suivent ne sont pas connus. Dans la partie antérieure de l'aire on trouve seulement deux couches de cellules, un hypoblaste et un épiblaste de cellules columnaires, dérivées probablement des cellules épiblastiques aplaties des stades antérieurs. Dans la partie postérieure du blastoderme, il existe, outre ces deux feuillets, un feuillet moyen (Van Beneden) et ce feuillet dérive probablement de la couche moyenne qui s'étendait dans toute l'aire au commencement du cinquième jour et s'est alors confondue avec l'épiblaste. Le feuillet moyen ne donne pas naissance à tout le mésoblaste définitif, mais seulement à une partie. D'après son origine on peut l'appeler le mésoblaste hypoblastique et il est probablement équivalent au mésoblaste hypoblastique décrit chez le Poulet (p. 145). Le stade qui vient d'être décrit n'a été rencontré que par Van Beneden (1).



A B

Fig. 145. — Figures de la vésicule blastodermique du Lapin au septième jour sans la zone pellucide. — A, vue par en haut. — B, vue de profil (emprunté à Kölliker) (*).

La figure 145 représente une vue diagrammatique de la vésicule blastodermique tout entière vers le commencement du septième jour. L'aire embryonnaire est représentée en blanc, la ligne *ge* en B montre l'extension de l'hypoblaste à la face interne de la vésicule. La vésicule blastodermique est par conséquent formée de trois aires :

1° L'aire embryonnaire à trois couches, située au point où était originellement le blastopore ;

(1) Kölliker ne croit pas à l'existence de ce stade, ne l'ayant jamais rencontré lui-même, il me paraît cependant plus probable que Kölliker n'a pas réussi à l'obtenir que d'admettre que Van Beneden soit coupable d'une erreur aussi extraordinaire que d'avoir décrit un stade qui n'existe pas.

(*) *ay*, aire embryonnaire. — *ge*, limite de l'hypoblaste.

2° Le cercle qui entoure l'aire embryonnaire où les parois de la vésicule sont formées d'épiblaste et d'hypoblaste;

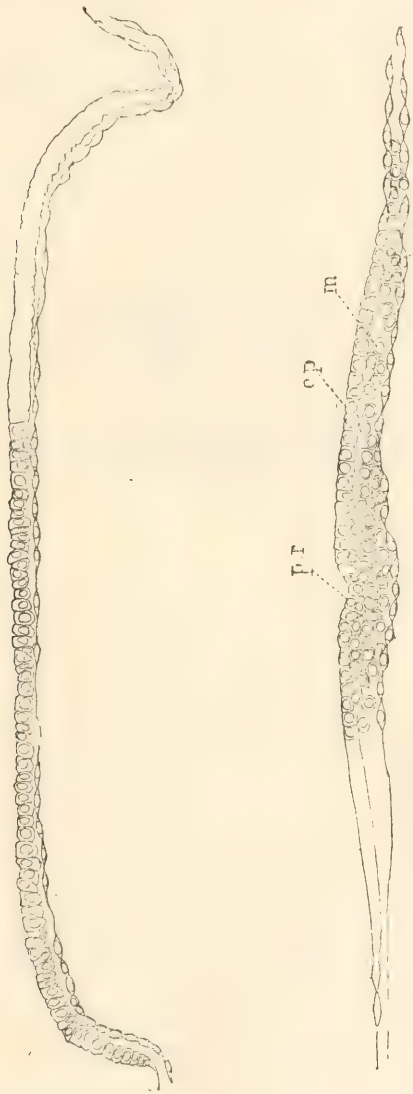


Fig. 146. — Deux coupes du blastoderme ovale d'un Lapin du septième jour. La longueur de l'aire embryonnaire était d'environ 1mm,2, et sa largeur d'environ 0mm,86. (*)

3° L'aire située au delà de la vésicule et formée d'épiblaste seulement (1).

(1) Schäfer décrit la vésicule blastodermique du Chat comme étant dans toute son étendue bilaminaire avant la formation d'une ligne primitive définie ou du mésoblaste.

(*) *A*, région du blastoderme antérieure à la ligne primitive. — *B*, partie antérieure de la ligne primitive. — *ép*, épiblaste. — *m*, mésoblaste. — *hy*, hypoblaste. — *pr*, ligne primitive.

Les changements qui s'effectuent ensuite commencent par la formation d'une ligne primitive homologue et, sous la plupart des rapports, semblable à la ligne primitive des Oiseaux. La formation de la ligne primitive est précédée par l'apparition, vers le milieu du blastoderme, d'une tache claire formant le point nodal de Hensen. Cette tache constitue plus tard l'extrémité antérieure de la ligne primitive.

L'histoire de la ligne primitive a été étudiée pour la première fois d'une manière satisfaisante par Hensen (n° 182), dont je diffère cependant en admettant l'existence d'une certaine partie du mésoblaste avant son apparition.

De bonne heure le septième jour l'aire embryonnaire devient pyri-

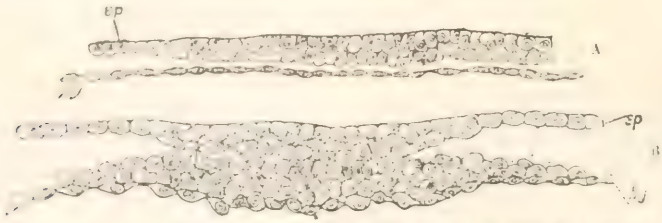


Fig. 147. — Deux coupes transversales de l'aire embryonnaire d'un embryon de Lapin de 7 jours (*).

forme, et, à son extrémité postérieure et étroite, fait son apparition la ligne primitive qui est due à une prolifération de cellules arrondies aux dépens de l'épiblaste. A l'époque où cette prolifération commence, la couche de mésoblaste hypoblastique est présente surtou immédiatement en avant et sur les côtés de la partie antérieure de la ligne primitive; mais on ne trouve pas de mésoblaste dans la partie antérieure de l'aire embryonnaire. Ces caractères sont représentés dans les figure 146 A et B. Le mésoblaste dérivé de la prolifération de l'épiblaste s'unit bientôt au mésoblaste déjà existant, quoique dans un grand nombre de coupes il semble possible d'établir une séparation entre les deux parties (fig. 147 B) du mésoblaste.

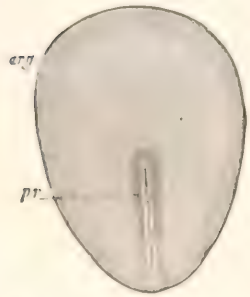


Fig. 146. — Aire embryonnaire de Lapin de 8 jours (d'après Kölliker) (**).

Pendant le septième jour, la ligne primitive devient une formation plus accusée, le mésoblaste dans son voisinage augmente en quantité

(*) Cet embryon avait à peu près la constitution de celui représenté dans la fig. 145. La coupe *A* est menée par la partie antérieure de l'aire embryonnaire; elle représente à peu près la moitié de la largeur de cette aire, et il n'y a pas de trace de gouttière medullaire ou de mésoblaste.
B est menée par la partie postérieure de la ligne primitive.
ep, épiblaste. — *hy*, hypoblaste.
(**) *arg*, aire embryonnaire. — *pr*, ligne primitive.

et une gouttière axiale, la gouttière primitive se forme à sa face supérieure. Le feuillet mésoblastique en avant de la ligne primitive devient plus épais, et dans la région antérieure à deux feuillets, l'épiblaste devient épais de plusieurs rangées de cellules (fig. 147 A).

Dans la partie de l'aire embryonnaire située en avant de la ligne primitive, il apparaît pendant le huitième jour deux replis limitant un sillon médian peu profond qui se rejoignent en avant, mais divergent en arrière et embrassent entre eux l'extrémité antérieure de la ligne

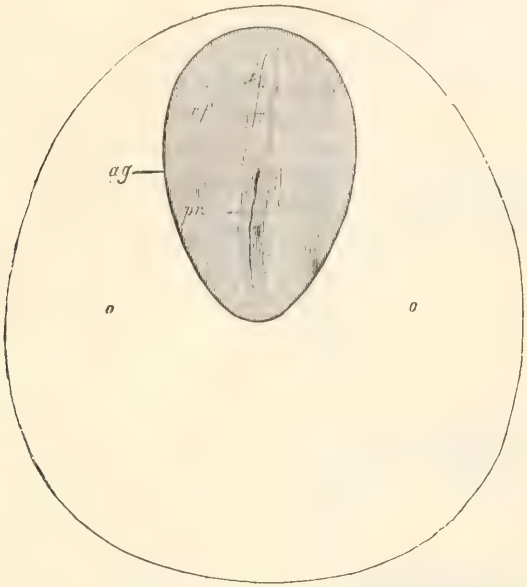


Fig. 149. — Aire embryonnaire d'un embryon de Lapin de 7 jours (emprunté à Kölliker) (*).

primitive (fig. 148). Ces replis sont les replis médullaires et ils constituent les premières traces définies de l'embryon. La plaque médullaire limitée par eux augmente rapidement de longueur ; la ligne primitive restant toujours à son extrémité postérieure. Pendant que l'épiblaste latéral est formé de plusieurs rangées de cellules, celui de la plaque médullaire n'est d'abord formé que d'une seule rangée (fig. 150, *mg*). Le mésoblaste qui paraît s'étendre en avant à partir de la ligne primitive est décrit comme formant d'abord une lame continue entre l'épiblaste et l'hypoblaste (Hensen). La preuve de ce point ne me paraît pas cependant entièrement concluante. En tout cas, aussitôt que la gouttière médullaire est formée, le mésoblaste est divisé, exactement comme chez le Lézard et les Élasmobranches, en deux plaques latérales indé-

(*) *O*, place de la future aire vasculaire. — *rf*, gouttière médullaire. — *pr*, ligne primitive. — *ag*, aire embryonnaire.

pendantes qui ne sont pas continues sur la ligne médiane (fig. 145, *me*). Les cellules hypoblastiques sont aplaties sur les côtés, mais deviennent columnaires au-dessous de la plaque médullaire (fig. 145).

Fig. 145. — Coupe transversale d'un embryon de Lapin de 8 jours (*).

Pour tracer les changements qui ont lieu dans les relations des feuillets en passant de la région de l'embryon à celle de la ligne primitive, il convient de suivre la description donnée par Schäfer pour le Cochon d'Inde (n° 190), qui sur ce point est beaucoup plus complète et plus satisfaisante que celles des autres observateurs. Dans cette description je laisserai hors de considération le fait complètement traité plus loin dans ce chapitre que chez le Cochon d'Inde les feuillets sont retournés. La figure 151 représente une série de coupes menées par cette région chez le Cochon d'Inde. La coupe antérieure (D) passe par la gouttière médullaire près de son extrémité postérieure. Le commencement de la ligne primitive est indiqué par une légère proéminence sur le plancher de la gouttière médullaire, entre les deux replis médullaires divergents (fig. 151 C, *ae*); au point où cette proéminence commence à se montrer, l'épiblaste et l'hypoblaste sont unis ensemble ; les plaques mésoblastiques restent libres sur les deux côtés. Un peu plus en arrière, mais avant d'atteindre la gouttière primitive, l'épiblaste et l'hypoblaste

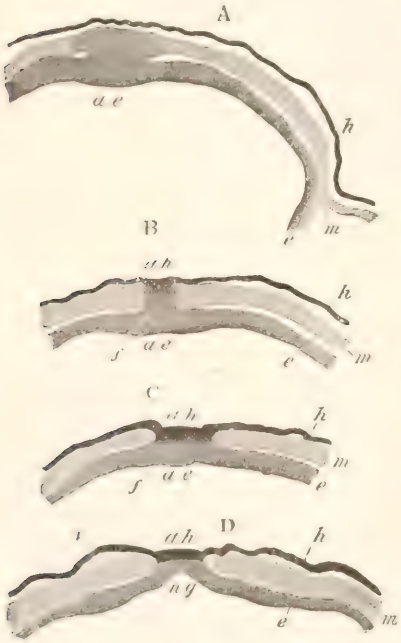


Fig. 151. — Série de coupes transversales menées par le point d'union de la ligne primitive et de la gouttière médullaire d'un jeune Cochon d'Inde (d'après Schäfer) (*).

(*) [illegible] mésoblaste. — *hy*, hypoblaste. — *mg*, gouttière médullaire.

(*) [illegible] gouttière.

[illegible] médullaire. — *h*, hypoblaste. — *ae*, épiblaste axial de la ligne primitive. — *ah*, épiblaste axial [illegible] en *B* et *C*, au blastopore rudimentaire. — *mg*, gouttière médullaire. — *e*, blastopore [illegible].

sont rattachés par un cordon de cellules (fig. 150 B, *f*) qui sur la coupe immédiatement suivante se détache de l'hypoblaste et forme une carène solide faisant saillie de l'épiblaste. Dans la coupe suivante les plaques mésoblastiques jusqu'ici indépendantes s'unissent à cette carène (fig. 150 A), et dans les coupes postérieures menées par la partie de la ligne primitive qui porte la gouttière primitive, l'épiblaste et le mésoblaste continuent à être unis sur la ligne axiale, mais l'hypoblaste reste distinct. Ces relations particulières peuvent se résumer en disant que sur la ligne axiale l'hypoblaste est *uni avec l'épiblaste à l'extrémité postérieure de l'embryon;* et que les cellules qui rattachent l'épiblaste et l'hypoblaste sont continues en arrière avec l'épiblaste et le mésoblaste de la ligne primitive confondus, l'hypoblaste de la région de la ligne primitive étant devenu distinct des autres feuillets.

Les relations particulières qui viennent d'être décrites et qui sont également vraies pour le Lapin s'expliquent facilement en comparant les Mammifères avec l'Oiseau et le Lézard, mais avant d'entrer dans cette comparaison, il convient de décrire le stade suivant chez le Lapin, stade qui est sous beaucoup de rapports très instructif. A ce stade la portion axiale épaissie de l'hypoblaste dans la région de l'embryon est séparée des portions latérales pour former la notochorde. Bientôt après la formation de la notochorde l'hypoblaste des côtés s'étend au-dessous d'elle et devient entièrement continu sur la ligne médiane. La formation de la notochorde a lieu d'avant en arrière, et à l'extrémité postérieure de l'embryon, la notochorde se continue en la masse de cellules qui forment l'axe de la ligne primitive; devenant par conséquent en ce point continue avec l'épiblaste, la notochorde se comporte en réalité exactement comme le faisait l'hypoblaste axial au stade antérieur.

Par comparaison avec le Lézard (pp. 188 et 189), il est évident que l'hypoblaste axial et la notochorde qui en dérive ont exactement les mêmes relations chez les Mammifères et les Lacertiens. Dans l'un et l'autre cas, ils se continuent à l'extrémité postérieure de l'embryon avec l'épiblaste; et près du point où ils se rejoignent, le mésoblaste et l'épiblaste se confondent pour former la ligne primitive. La différence entre les deux types consiste en ce fait que chez les Reptiles, il se forme un passage faisant communiquer les canaux neural et digestif, dont la paroi antérieure est constituée par les cellules qui rattachent la notochorde et l'épiblaste; et que chez les Mammifères, ce passage, qui n'est qu'un organe rudimentaire chez les Reptiles, a échappé à l'observation ou fait défaut. En tout cas, l'union axiale de l'épiblaste et de l'hypoblaste chez les Mammifères, comme le montre la comparaison avec les Lacertiens, représente la lèvre dorsale du véritable blastopore des Vertébrés. La présence de ce blastopore semble rendre évident que le blastopore découvert par Ed. Van Beneden ne peut pas avoir la signification qu'il lui a attribuée en le comparant au blastopore de la Grenouille.

Kölliker considère le fait que la notochorde est continue avec les cellules

axiales de la ligne primitive comme un argument contre son origine hypoblastique. La comparaison faite plus haut avec les Lacertiens enlève toute valeur à cet argument.

Au stade que nous avons maintenant atteint, les trois feuillets sont constitués d'une manière définitive. L'épiblaste (dans l'hypothèse adoptée plus haut) dérive évidemment des cellules épiblastiques de segmentation. L'hypoblaste dérive sans doute des sphères hypoblastiques de segmentation qui donnent naissance à la masse lenticulaire sous-jacente à l'épiblaste après l'apparition de la cavité de la vésicule blastodermique; tandis que, quoique l'histoire du mésoblaste soit encore obscure, une partie de ce feuillet paraît dériver de la masse hypoblastique, et une partie se forme incontestablement aux dépens de l'épiblaste de la ligne primitive.

Pendant que ces phénomènes s'effectuaient, les rudiments d'une aire vasculaire se sont formés, et il est très possible qu'une partie du mésoblaste hypoblastique pénètre entre l'épiblaste et l'hypoblaste immédiatement autour de l'aire embryonnaire pour donner naissance à l'aire vasculaire. D'après l'observation de Hensen, il semble au moins certain que le mésoblaste de cette aire apparaît indépendamment de la ligne primitive, observation qui est confirmée par l'analogie avec les Oiseaux (1).

Accroissement général de l'embryon.

Nous avons vu que la vésicule blastodermique se divise à un stade précoce du développement en une aire embryonnaire, et une portion

(1) Les recherches récentes de Heape sur la formation des feuillets chez la Taupe ont mis en lumière quelques faits intéressants. L'œuf segmenté est constitué comme celui du Lapin par une couche externe (épiblaste de Van Beneden) interrompue en un point et une masse interne (hypoblaste de Van Beneden). Après l'apparition de la cavité blastodermique, la vésicule blastodermique grandit par la multiplication des éléments de la couche externe, ainsi semble-t-il par la pénétration dans cette couche d'éléments de la masse interne. Celle-ci se divise en une couche interne, l'hypoblaste et une couche intermédiaire séparée de la couche externe par une cavité secondaire (cavité de segmentation de Lieberkühn). Cette cavité est bientôt remplie par des cellules amœboïdes proliférées par la couche externe et disparaît, puis les éléments de la couche intermédiaire, les cellules amœboïdes et les éléments sus-jacents de la couche externe se confondent pour former l'épiblaste définitif; l'œuf passe par conséquent par un stade à deux feuillets. Le mésoblaste se développe comme chez les Sauropsidiens au niveau de la ligne primitive, sur la ligne axiale où il est en continuité avec les deux feuillets primaires et en avant de la ligne primitive, en deux plaques latérales aux dépens de l'hypoblaste; la portion axiale de l'hypoblaste forme la notochorde qui passe comme chez l'*Amphioxus* par un état tubulaire. Il existe à l'extrémité antérieure de la ligne primitive un canal neurentérique bien constitué qui se dirige en bas et en avant, entre l'épiblaste et l'hypoblaste (notochorde) confondus et un prolongement antérieur du mésoblaste axial de la ligne primitive et s'ouvre dans la cavité sous-hypoblastique. — W. Heape. The development of the Mole (*Talpa europæa*). — The formation of the germinal layers, and early development of the medullary groove and notochord (*Quart. journ. micr. sc.*, XXIII, 1883. (*Trad.*)

non embryonnaire. L'aire embryonnaire donne naissance à tout le corps de l'embryon, tandis que la partie non embryonnaire forme un appendice appelé la *vésicule ombilicale* qui peu à peu se sépare de l'embryon et a exactement les mêmes relations que le sac vitellin des Sauropsidiens. Il est presque certain que les Placentaires sont descendus d'ancêtres dont les embryons étaient pourvus d'un grand sac vitellin, mais que le vitellus a diminué de quantité, les éléments nutritifs tirés de la paroi de l'utérus prenant la place de ceux qui étaient originellement fournis par lui. La vésicule ombilicale étant un rudiment de sac vitellin, cet organe peut recevoir indifféremment l'un ou l'autre nom.

Le vitellus qui remplit le sac vitellin chez les Oiseaux est remplacé chez les Mammifères par un liquide coagulable ; l'extension graduelle de l'hypoblaste autour des parois de la vésicule blastodermique qui a déjà été décrite est un processus de la même nature que l'extension de l'hypoblaste autour du sac vitellin des Oiseaux.

L'aire embryonnaire tout entière paraît servir à la formation du corps de l'embryon. Son grand axe n'a pas de relations bien définies avec celui de la vésicule blastodermique. La première trace extérieure de l'embryon qui apparaît est la plaque médullaire limitée par les replis médullaires et occupant d'abord la moitié antérieure de l'aire embryonnaire (fig. 149) ; les deux replis médullaires divergent en arrière et embrassent l'extrémité antérieure de la ligne primitive. Avec l'allongement de l'embryon, les replis médullaires se rencontrent presque en arrière et séparent ainsi la portion antérieure de la ligne primitive qui se montre alors comme une saillie dans l'extrémité postérieure de la gouttière médullaire. Dans un embryon de Lapin huit jours après la fécondation, la gouttière médullaire a environ $1^{mm},80$ de longueur. A ce stade on peut reconnaître facilement dans les plaques latérales du mésoblaste une division en une zone vertébrale adjacente à l'embryon et une zone latérale plus périphérique ; et dans la zone vertébrale des indications de deux somites à environ $0^{mm},37$ de l'extrémité postérieure de l'embryon. L'antérieur de ces somites marque ou à peu près le point d'union de la région céphalique et du tronc. Le peu de développement de ce dernier comparativement à la première région est très frappant, mais caractéristique des Vertébrés en général. Le tronc s'allonge graduellement relativement à la tête par l'addition en arrière de nouveaux somites. L'embryon n'a pas encore commencé à s'isoler du sac vitellin. Dans un embryon un peu plus âgé, de neuf jours, il apparaît (Hensen, Kölliker), autour de l'aire embryonnaire, un cercle clair délicat, plus étroit en avant qu'en arrière (fig. 152 A, *ap*). Ce cercle est regardé par ces auteurs comme représentant la partie périphérique de l'aire pellucide des Oiseaux, qui ne prend pas part à la formation du corps de l'embryon. En dehors de

l'aire pellucide, une aire vasculaire est maintenant bien définie. Dans l'embryon lui-même (fig. 152 A) la disproportion de la tête et du tronc est moins marquée qu'auparavant ; la plaque médullaire se dilate en avant pour former un renflement céphalique en forme de spatule, et trois ou quatre somites sont constitués. Dans les parties latérales du mésoblaste de la tête on peut voir de chaque côté un organe en forme de tube (*hc*). Chacun de ces organes est une partie du cœur qui appa-

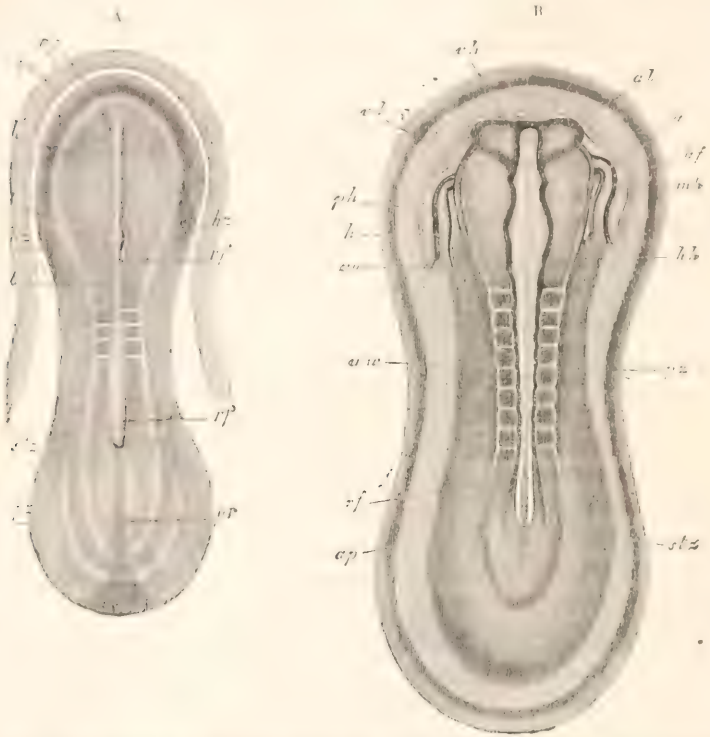


Fig. 152. — Embryons de lapin d'environ 9 jours vus par la face dorsale (empruntée à Kolliker [*]).

rait sous la forme de deux tubes indépendants. Les restes de la ligne primitive (*pr*) sont encore présents en arrière de la gouttière médullaire.

Dans les embryons un peu plus âgés (fig. 152 B), à environ huit somites, dans lesquels la longueur du tronc dépasse considérablement

[*] A [illegible] et B vingt et une fois. — *ap*, aire pellucide. — *rf*, gouttière médullaire. — *rf'*, plaque médullaire dans la région du futur cerveau antérieur. — *h'*, plaque médullaire dans la région du futur cerveau moyen. — *vh*, cerveau antérieur. — *a.l*, vésicule optique. — *mh*, cerveau moyen. — *hh*, cerveau postérieur. — *hm*, somite mésoblastique. — *stz*, zone vertébrale. — *pg*, [illegible] — *ph*, région pericardique de la cavité générale. — *vo*, veine [illegible]

celle de la tête, on aperçoit les premières traces distinctes de l'isolement de la tête de l'embryon, et un peu plus tard un repli apparaît également à l'extrémité postérieure. Dans la formation de l'extrémité postérieure de l'embryon la ligne primitive donne naissance à une protubérance caudale et à une partie de la paroi ventrale de l'intestin postanal. Dans la région de la tête, les rudiments du cœur (*h*) sont beaucoup mieux définis. La gouttière médullaire est encore ouverte dans toute sa longueur, mais dans la tête elle montre une série de dilatations bien marquées. La première (*vh*) est le rudiment du cerveau antérieur, des côtés duquel font saillie les deux vésicules optiques (*ab*); la suivante est le cerveau moyen (*mh*), et la dernière le cerveau postérieur (*hh*), qui est lui-même divisé en lobes plus petits par des étranglements successifs. La gouttière médullaire en arrière de la région des somites se dilate en un sinus rhomboïdal embryonnaire comme celui des Oiseaux. Des traces de l'amnios (*af*) se montrent maintenant tant en avant qu'en arrière de l'embryon.

La structure de la tête et la formation du cœur à ce stade sont représentées dans la figure 153. La gouttière médullaire largement

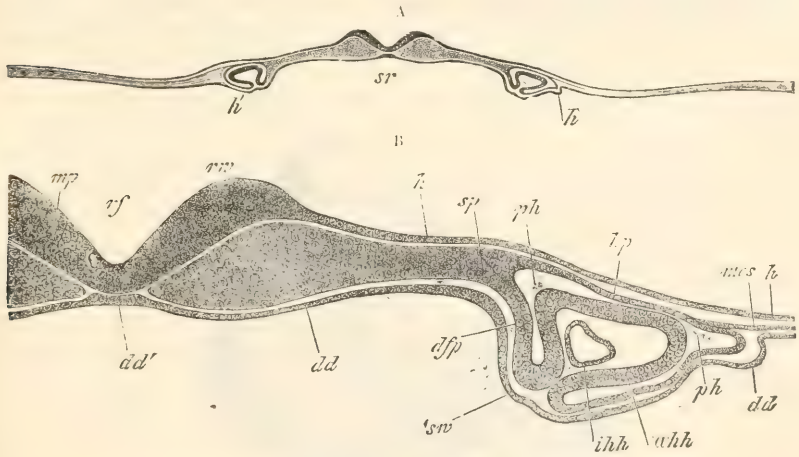


Fig. 153. — Coupe transversale de la tête d'un Lapin du même âge que celui représenté dans la figure 152 B empruntée à Kölliker (*).

ouverte (*rf*) se montre au centre. Au-dessous d'elle, l'hypoblaste est épaissi pour former la notochorde (*dd'*); et sur les côtés on voit les deux tubes qui, après le reploiement en dedans de l'intestin antérieur,

(*) *B* est la partie centrale de A plus grossie. — *rf*, gouttière médullaire. — *mp*, plaque médullaire. — *rw*, repli médullaire. — *h*, épiblaste. — *dd*, hypoblaste. — *dd'*, épaississement notochordal de l'hypoblaste. — *sp*, mésoblaste indivis. — *hp*, mésoblaste somatique. — *dfp*, mésoblaste splanchnique. — *ph*, région péricardique de la cavité générale. — *ahh*, paroi musculaire du cœur. — *ihh*, couche épithélioïde du cœur. — *mes*, mésoblaste latéral indivis. — *sw*, repli de l'hypoblaste qui formera la paroi ventrale du pharynx. — *sr*, futur pharynx.

donnent naissance au cœur impair. Chacun de ceux-ci est formé d'un tube externe de mésoblaste splanchnique (*abh*), non entièrement fermé vers l'hypoblaste, et d'une couche interne épithélioïde (*ihh*) ; et est placé dans une région spéciale de la cavité générale qui plus tard forme la cavité péricardique.

Avant la fin du neuvième jour de grands changements extérieurs se sont d'ordinaire effectués. La gouttière médullaire se ferme dans toute sa longueur à l'exception d'une petite portion postérieure. La fermeture commence, comme chez les Oiseaux, dans la région du cerveau moyen. En avant, l'isolement de l'embryon procède de telle sorte que la tête devient entièrement libre et qu'une portion considérable du pharynx terminé en cœcum en avant est constituée. Avec la fermeture de ce repli, les moitiés d'abord largement séparées du cœur se rapprochent et se soudent à la face ventrale du pharynx de façon à donner naissance à un cœur médian indivis. Le repli de l'extrémité caudale de l'embryon fait des progrès considérables et en même temps l'allantoïde se forme de la même manière que chez les Oiseaux. Les somites se multiplient jusqu'au nombre de douze environ. Les replis amniotiques se rencontrent presque au-dessus de l'embryon.

Les stades plus avancés du développement procèdent en général de

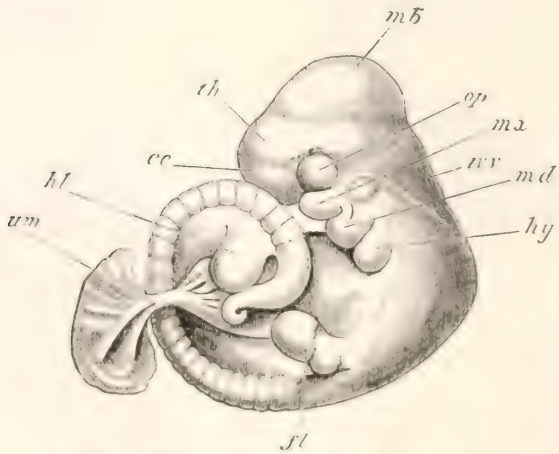


Fig. 154. — Embryon de Lapin avancé (environ 12 jours) (*).

La même manière que chez les Oiseaux. La flexion crânienne devient bientôt très marquée, le cerveau moyen formant l'extrémité du grand axe de l'embryon (fig. 154). Les organes des sens ont le développement

(*) *mb*, cerveau moyen. — *th*, thalamencephale. — *cc*, hémisphère cérébral. — *op*, œil. — *iv.v*, quatrième ventricule. — *ma*, prolongement maxillaire. — *md*, arc mandibulaire. — *hy*, arc hyoïdien. — *fl*, membre inférieur. — *hl*, membre postérieur. — *um*, pédoncule ombilical.

ordinaire; sous le cerveau antérieur apparaît une involution de l'épiblaste qui donne naissance à la bouche et au corps pituitaire. En arrière de la bouche sont trois paires d'arcs viscéraux bien marquées. Le premier est l'arc mandibulaire (fig. 154, *md*) qui rejoint son congénère sur la ligne médiane et forme la limite postérieure de la bouche. Il envoie en avant de chaque côté un prolongement maxillaire supérieur (*mx*) qui forme en partie le bord antérieur de la bouche. En arrière de l'arc mandibulaire, il y a un arc hyoïdien (*hy*) et un premier arc branchial (non représenté dans la figure 154). Les fentes sont au nombre de quatre, comme chez les autres Amniotes, mais la quatrième n'est pas limitée en arrière par un arc défini. La première de ces fentes seulement persiste pour former la cavité tympanique et la trompe d'Eustache.

Au moment où apparaît la flexion crânienne, le corps s'infléchit aussi fortement, immédiatement en arrière de la tête qui est ainsi recourbée en avant par rapport à l'extrémité postérieure de l'embryon qui reste droite (fig. 154). Le degré de cette flexion varie un peu dans les différentes formes ; elle est très marquée chez le Chien (Bischoff). A une période plus avancée et dans quelques espèces même avant le stade figuré, l'extrémité caudale de l'embryon se recourbe également (fig. 154), de sorte que le côté dorsal dans son ensemble prend une courbure convexe, et que la tête et la queue viennent dans le voisinage l'une de l'autre. Dans la plupart des cas l'embryon, avec le développement de la queue, prend une courbure spirale plus ou moins définie (fig. 154) qui cependant n'est jamais à beaucoup près aussi marquée que d'ordinaire chez les Lacertiens et les Ophidiens. Avec le développement plus complet de la paroi inférieure du corps, la flexion ventrale disparaît en partie, mais reste plus ou moins persistante jusque près de la fin de la vie intra-utérine. Les membres se forment comme de simples bourgeons de la même manière que chez les Oiseaux. Les bourgeons des membres postérieurs sont dirigés un peu en avant et ceux des membres antérieurs en arrière.

Membranes embryonnaires et sac vitellin.

Les premiers stades du développement des membranes embryonnaires sont presque les mêmes que chez les Oiseaux; mais dans les stades plus avancés chez les Placentaires, l'allantoïde acquiert des relations particulières avec les parois utérines, et tous deux, avec la portion interposée de la membrane subzonale ou faux amnios, donnent naissance à un organe très caractéristique des Mammifères, le *placenta*, sur la structure duquel il est nécessaire de s'arrêter un peu longuement. Les membranes embryonnaires varient si considérablement dans les différentes formes qu'il sera commode de commen-

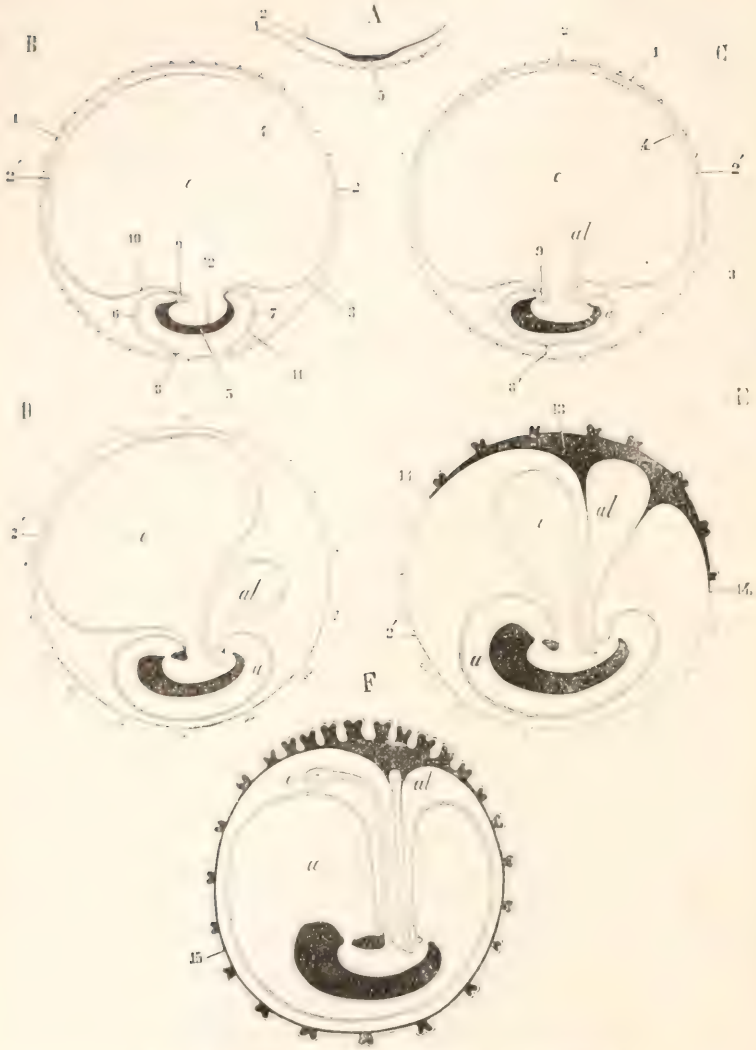


Fig. 176. — Développement des feuillets du blastoderme (*).

(*) A, portion de l'œuf avec la zona radiata et l'aire embryonnaire. — B, C, D, E, F, stades divers du développement. — 1, zona radiata. — 2, épiblaste. — 2', vésicule séreuse formée par ce feuillet ou membrane subzonale. — 3, mésoblaste. — 4, hypoblaste. — 5, ébauche de l'embryon futur. — 6, repli céphalique de l'amnios. — 7, repli caudal. — 8, extrémité du repli céphalique tendant à rejoindre l'extrémité correspondante du repli caudal. — 8', ombilic amniotique. — 9, cavité cardiaque. — 10, mésoblaste de la vésicule ombilicale. — 11, épiblaste de l'amnios. — 12, hypoblaste qui formera l'intestin. — 13, 14, mésoblaste de l'allantoïde s'étendant à la face interne de la membrane subzonale. — 14, le même appliqué complétement à la face interne de la membrane subzonale. — 15, vésicule ombilicale. — *al*, allantoïde vésicule. — *a*, cavité amniotique.

Les figures pointillées indiquent les parties qui appartiennent à l'hypoblaste ; les lignes pleines, celles qui appartiennent au mésoblaste ; les lignes à traits interrompus, celles qui appartiennent à l'épiblaste.

cer par une description de leur développement dans un cas idéal.

Nous pouvons prendre pour point de départ une vésicule blastodermique immédiatement revêtue par les restes délicats de la zona radiata au stade où la gouttière médullaire est déjà constituée. Autour de l'aire embryonnaire une couche de mésoblaste s'est étendue à une certaine distance de façon à donner naissance à une aire vasculaire dans laquelle cependant les vaisseaux sanguins ne sont pas définitivement constitués. Une telle vésicule est représentée diagrammaticalement par la figure 155 A. Un peu plus tard l'embryon commence à s'isoler par des replis d'abord en avant, puis en arrière (fig. 155 B). Ces replis forment un étranglement séparant l'embryon du sac vitellin (2) ou, comme on le désigne dans l'embryologie des Mammifères, de la *vésicule ombilicale*. Le clivage du mésoblaste en une lame splanchnique et une lame somatique s'est effectué et, aux extrémités antérieure et postérieure de l'embryon, un repli (6-7) du mésoblaste somatique et de l'épiblaste commence à se soulever et à s'avancer au-dessus de la tête et de la queue. Ces deux replis forment le commencement de l'amnios. Les replis céphalique et caudal de l'amnios se continuent autour des deux côtés de l'embryon jusqu'à ce qu'ils se rejoignent et s'unissent en un repli continu. Ce repli s'étend graduellement en haut, mais avant qu'il ait complètement enveloppé l'embryon les vaisseaux sanguins de l'aire vasculaire sont complètement développés. Ils présentent une disposition qui n'est pas très différente de celle du Poulet.

Voici d'ailleurs un exposé rapide de leur disposition chez le Lapin.

La limite externe de l'aire vasculaire qui s'étend de plus en plus autour de la vésicule ombilicale est marquée par un sinus veineux terminal (fig. 155). L'aire vasculaire n'est pas, comme chez le Poulet, un cercle presque complet, mais elle est entamée en avant par une profonde échancrure qui s'étend jusqu'au niveau du cœur. Il résulte de la présence de cette échancrure que le sinus terminal se termine en avant en deux branches qui se recourbent en dedans et débouchent directement dans les veines vitellines principales. Le sang est amené des aortes dorsales par une série d'artères vitellines latérales et non par une seule paire comme chez le Poulet. Ces artères se divisent en un réseau artériel plus profondément situé, d'où le sang passe en partie dans le sinus terminal et en partie dans un réseau veineux superficiel. L'extrémité postérieure du cœur se continue en deux veines vitellines dont chacune se divise en une branche antérieure et une branche postérieure. La branche antérieure est une division du sinus terminal, et la branche postérieure qui est plus petite se continue vers la partie postérieure du sinus près duquel elle se termine. Dans son trajet, elle reçoit du côté externe de nombreuses branches du réseau veineux qui, par leurs anastomoses, font communiquer la branche postérieure de la veine vitelline avec le sinus terminal.

Pendant que les changements qui viennent d'être exposés s'effectuaient, la vésicule blastodermique tout entière, encore entourée de

la zona, s'est attachée aux parois de l'utérus. Dans le cas de l'utérus typique à deux cornes tubulaires, la position de chaque embryon lorsqu'il y en a plusieurs est marquée par un épaississement dans les parois utérines préparatoire aux changements qui ont lieu lors de la formation du placenta. Dans la région de chaque épaississement, la zona qui entoure la vésicule blastodermique est enserrée comme par un anneau, par l'épithélium de la paroi utérine. La vésicule tout entière prend une forme ovale et est située dans l'utérus avec ses deux extrémités libres. L'aire embryonnaire est située dans le voisinage du repli mésométrique qui soutient l'utérus. Dans un grand nombre de cas des prolongements ou villosités naissent de l'œuf (fig. 155) qui s'enfoncent dans les replis de l'épithélium utérin. La nature de ces prolongements demande de nouvelles recherches, mais dans quelques cas ils paraissent dérivés de la zona (Lapin) et dans d'autres cas de la membrane subzonale (Chien). Dans tous les cas la fixation de la vésicule blastodermique à la paroi utérine devient si intime lorsque le corps de l'embryon commence à se former dans l'aire embryonnaire qu'il est presque impossible de les séparer sans déchirure ; et à cette période (huitième ou neuvième jour chez le Lapin) il faut apporter le plus grand soin pour retirer l'œuf de l'utérus sans le blesser; on comprend naturellement que cette fixation est d'abord purement superficielle et non vasculaire.

Peu après l'établissement de la circulation du sac vitellin, les replis de l'amnios se rejoignent et se soudent au-dessus de l'embryon (fig. 155 B, D, E, F, *a*). Le repli interne ou véritable amnios se sépare du repli externe ou faux amnios; les deux restent cependant quelquefois rattachés par un pédoncule grêle. La cavité générale se prolonge entre le vrai et le faux amnios. L'amnios vrai consiste en une couche d'épithélium épiblastique et généralement aussi de mésoblaste somatique, tandis que le faux amnios est généralement constitué par l'épiblaste seulement, bien qu'il soit possible que dans certains cas (Lapin ?) le mésoblaste puisse se continuer à sa face interne.

Avant que les deux lames de l'amnios soient complètement séparées, l'épiblaste de la vésicule ombilicale se sépare du mésoblaste et de l'hypoblaste de la vésicule (fig. 155 B), et avec le faux amnios avec lequel il est continu forme un revêtement complet à la face interne de la zona radiata. L'espace intermédiaire entre cette membrane, la vésicule ombilicale et l'embryon qui y est attaché est évidemment continu avec la cavité générale (fig. 155 C et 156). Turner a donné à cette membrane le nom très approprié de *membrane subzonale*. Von Baer l'appelait l'enveloppe séreuse. Elle se confond bientôt avec la zona radiata, ou au moins la zona cesse d'être distincte.

Pendant que ces changements s'effectuent dans l'amnios, l'allantoïde naît de l'intestin postérieur comme une vésicule tapissée par l'hypo-

blaste, mais recouverte extérieurement par une couche de mésoblaste splanchnique (fig. 155 C, D, E, F, *a*) (1). L'allantoïde devient bientôt un sac aplati faisant saillie dans l'espace maintenant très vaste, intermédiaire à la membrane subzonale et à l'amnios sur le côté dorsal de l'embryon (fig. 156 ALC). Dans quelques cas elle s'étend jusqu'à couvrir toute la face interne de la membrane subzonale; dans d'autres cas son extension est beaucoup plus limitée. Sa lumière peut persister ou dis-

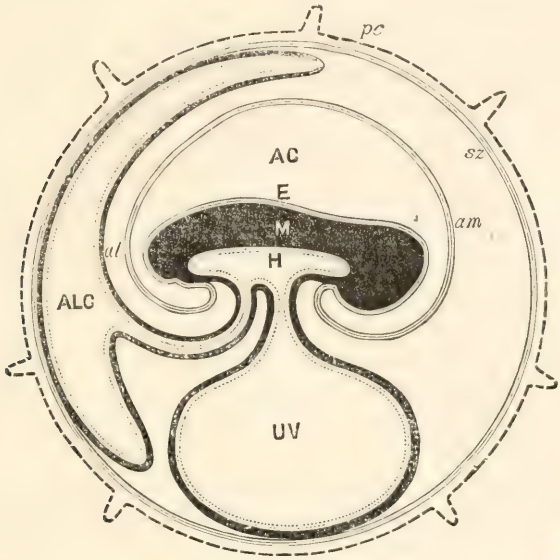


Fig. 156. — Diagramme des membranes fœtales d'un Mammifère (emprunté à Turner) (*).

paraître en tout ou en partie. Une fusion a lieu entre la membrane subzonale et la paroi mésoblastique adjacente de l'allantoïde; les deux réunies forment une membrane secondaire qui entoure l'œuf et est appelée le *chorion*. Toutefois, comme l'allantoïde n'arrive pas toujours en contact avec toute la face interne de la membrane subzonale, le terme chorion peut être un peu vague; et chez le Lapin, par exemple, une grande partie de ce qui est appelé le chorion est formée par la fusion de la paroi du sac vitellin avec la membrane subzonale (fig. 159). La région placentaire du chorion peut, dans ces cas, être

(1) L'élément hypoblastique de l'allantoïde est quelquefois très réduit, de sorte que l'allantoïde peut être formée principalement par une couche mésoblastique vasculaire.

(*) Les formations qui sont ou ont été, à une période antérieure du développement, en continuité l'une avec l'autre, sont ombrées de la même manière.

pc, zona avec villosités. — *sz*, membrane subzonale. — *E*, épiblaste de l'embryon. — *am*, amnios. — *AC*, cavité amniotique. — *M*, mésoblaste de l'embryon. — *H*, hypoblaste de l'embryon. — *UV*, vésicule ombilicale. — *al*, allantoïde. — *ALC*, cavité allantoïdienne.

distinguée comme chorion vrai du reste qui sera appelé le faux chorion.

Le mésoblaste de l'allantoïde, surtout dans la partie qui prend part à la formation du chorion, devient très vasculaire, le sang y étant apporté par deux artères allantoïdiennes qui proviennent de la bifurcation terminale de l'aorte dorsale, et retournent au corps par une ou rarement deux veines allantoïdiennes qui se réunissent aux veines vitellines du sac vitellin. A la surface externe du chorion vrai (fig. 155 E et F et 156) naissent des villosités qui pénètrent dans des cryptes ou dépressions qui ont pendant ce temps fait leur apparition dans les parois de l'utérus (1). Les villosités du chorion sont revêtues d'un épithélium dérivé de la membrane subzonale et possèdent un axe conjonctif contenant une artère et une veine réunies par un plexus capillaire. Dans la plupart des cas elles prennent une forme plus ou moins arborescente et présentent à la surface du chorion une distribution qui varie d'une manière caractéristique dans les différentes espèces. Les parois des cryptes dans lesquelles s'enfoncent les villosités deviennent aussi très vasculaires, et un fluide nutritif passe des vaisseaux maternels du placenta aux vaisseaux fœtaux par un processus de diffusion. Le revêtement épithélial des parois des cryptes produit probablement aussi une sécrétion qui est absorbée par les vaisseaux des villosités fœtales. Ces formations tant maternelles que fœtales constituent par leur réunion l'organe appelé *placenta*. La portion maternelle consiste essentiellement dans les cryptes vasculaires des parois utérines, et la portion fœtale dans les villosités plus ou moins arborescentes du chorion vrai enfoncées dans ces cryptes.

Pendant que le placenta se développe, la séparation de l'embryon et du sac vitellin devient plus complète et le sac vitellin reste en communication avec la région iléale de l'intestin par un pédoncule étroit, le canal vitellin (fig. 155 E et F et fig. 156) constitué par les mêmes tissus que le sac vitellin, c'est-à-dire l'hypoblaste et le mésoblaste splanchnique. Le véritable pédoncule splanchnique du sac vitellin se rétrécit et il se forme un pédoncule somatique rattachant également l'amnios aux parois de l'embryon qui enserre les pédoncules de l'allantoïde et du sac vitellin. Le pédoncule somatique avec son contenu est appelé *le cordon ombilical*. Le mésoblaste de la couche somatopleurique du cordon se développe en une sorte de tissu gélatineux (gélatine de Wharton) qui réunit tout le contenu du cordon. Les artères allantoïdiennes dans le cordon s'enroulent en spirales autour de la veine allantoïdienne. Le sac vitellin dans un grand nombre de cas s'atrophie complètement avant la fin de la vie intra-utérine, mais dans d'autres

(1) Ces cryptes n'ont aucun rapport avec les orifices des glandes des parois de l'utérus. Leopold croit qu'elles sont formées en grande partie par une régénération du tissu qui tapisse les parois de l'utérus.

cas il ne tombe qu'à la naissance avec les autres membranes embryonnaires. La portion intra-embryonnaire du pédoncule allantoïdien donne naissance à deux organes : la vessie urinaire formée par une dilatation de son extrémité proximale, et un cordon appelé l'ouraque qui rattache la vessie à l'ombilic. L'ouraque, dans les cas où la cavité de l'allantoïde persiste jusqu'à la naissance, reste comme un passage ouvert faisant communiquer les parties intra et extra-embryonnaires de l'allantoïde. Dans d'autres cas il se ferme graduellement et devient presque solide avant la naissance, bien qu'il paraisse y persister une lumière étroite mais interrompue. Il finit par donner naissance au ligament médian de la vessie.

A la naissance les membranes fœtales, y compris la portion fœtale du placenta, sont rejetées; mais dans un grand nombre de formes l'enchevêtrement des villosités fœtales et des cryptes utérines est si intime que la membrane muqueuse de l'utérus est entraînée avec la portion fœtale du placenta. Il résulte de là que dans certains placentas les portions fœtale et maternelle se séparent simplement l'une de l'autre à la naissance et que dans d'autres elles restent intimement unies et sont rejetées ensemble, formant l'arrière-faix. Ces deux formes de placenta sont appelées placenta non décidu ou sans caduque et placenta décidu ou avec caduque, mais Ercolani et Turner ont montré qu'il n'y avait pas de ligne de démarcation nette à tracer entre les deux types ; bien plus, une partie de la muqueuse utérine plus grande que celle qui forme la portion maternelle du placenta est souvent rejetée dans les Mammifères déciduates, et dans les Mammifères non déciduates, il est probable que la muqueuse (non compris les parties vasculaires) du placenta maternel se desquame ou est résorbée.

Histoire comparative des membranes fœtales des Mammifères.

Deux groupes de Mammifères, les Monotrèmes et les Marsupiaux, sont considérés comme dépourvus de placenta véritable.

La nature des membranes fœtales des Monotrèmes n'est pas connue. Des œufs, probablement à un stade précoce du développement, ont été trouvés libres dans l'utérus de l'Ornithorhynque par Owen. La membrane revêtant l'utérus était épaissie et très vasculaire. Les femelles, dans lesquelles ces œufs ont été trouvés, avaient été tuées au commencement d'octobre (1).

Marsupiaux. — Ce que nous savons des membranes fœtales des

(1) Voici la description que donne Owen du jeune après la naissance (*Comp. anat. of Vertebrates*, III, p. 717) : « Le 8 décembre, le Dr Bennet découvrit dans le nid souterrain de l'Ornithorhynque trois petits vivants, nus, n'ayant pas tout à fait deux pouces de long. » Le 12 août 1864, « une femelle d'*Echidna Hystrix* fut capturée,... ayant un jeune, la tête enfoncée dans une fosse mammaire ou marsupiale. Ce jeune était nu, d'un rouge brillant et long d'un pouce et deux lignes. »

Marsupiaux est presque entièrement dû à Owen. Chez le *Macropus major*, il a trouvé que la naissance a lieu trente-huit jours après la fécondation. Un fœtus du vingtième jour de gestation mesurait huit lignes de la bouche à l'origine de la queue. Le fœtus était enveloppé d'une vaste membrane subzonale dont les replis s'enfonçaient dans les sillons de l'utérus, mais *sans adhérence avec l'utérus et sans villosités*. L'embryon était enveloppé dans un amnios réfléchi sur le pédoncule du sac vitellin qui était attaché par un pédicule filiforme près de l'extrémité de l'iléon, le sac vitellin était grand et vasculaire et rattaché au système vasculaire du fœtus par une artère et deux veines vitellines. Il adhérait en partie, surtout sur un point, à la membrane subzonale. On n'observait pas d'allantoïde. Dans un fœtus un peu plus âgé, long de dix lignes, il y avait une petite allantoïde pourvue de deux artères et d'une veine allantoïdiennes. L'allantoïde était entièrement libre et non attachée à la membrane subzonale. Le sac vitellin était beaucoup plus intimement attaché à la membrane subzonale que chez l'embryon plus jeune (1).

(1) Owen, dans son *Anatomy of Vertebrates*, III, p. 721, cite une description donnée par Rengger du développement du *Didelphis Azaræ*, qui paraîtrait impliquer qu'une adhésion vasculaire s'établit entre les parois utérines et la membrane subzonale, mais la description est trop vague pour avoir aucune valeur dans la détermination de la nature des membranes fœtales.

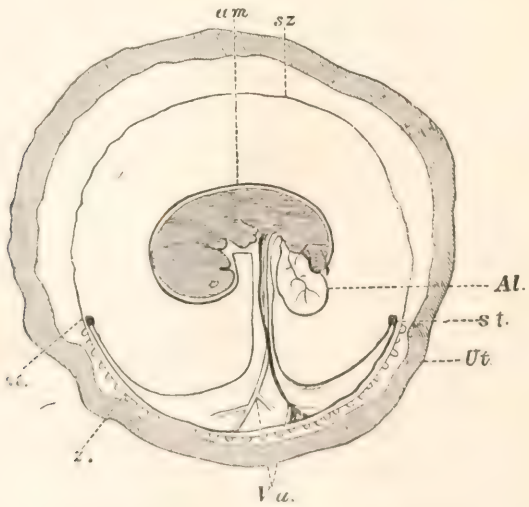


Fig. 157. — Diagramme montrant les relations de l'utérus et des membranes fœtales chez un jeune fœtus de Sarigue ou de Kangourou (emprunté à Osborn) (*).

Osborn a récemment observé deux jeunes fœtus, l'un de Sarigue (*Didelphys vir-*

(*) *Ut*, utérus. — *z*, villosités de la membrane subzonale. — *Va*, artères et veines vitellines. — *st*, sac vitellin. — Al, allantoïde. — *am*, amnios.

Tous les Mammifères autres que les Monotrèmes et les Marsupiaux ont un véritable placenta allantoïdien. Le placenta présente une grande variété de formes, et il convient de décrire successivement ces variétés avant de passer à l'exposé général de leurs affinités mutuelles (1).

giniana), l'autre de Kangouroo, et un fœtus un peu plus âgé d'un petit Marsupial australien indéterminé. Dans les deux premiers cas (fig. 157), l'embryon présentait un sac vitellin conique, richement vascularisé par deux (?) artères et une veine vitellines, accolé par sa base à la membrane subzonale sur une aire circulaire limitée par le sinus terminal occupant à peu près le tiers de la surface de l'œuf. Dans toute l'étendue de cette aire, l'œuf, libre partout ailleurs, adhérait à un sillon de l'utérus par des villosités non vasculaires et formées seulement par la membrane subzonale. L'allantoïde était petite et sans relations avec les autres membranes fœtales. Dans le fœtus plus âgé

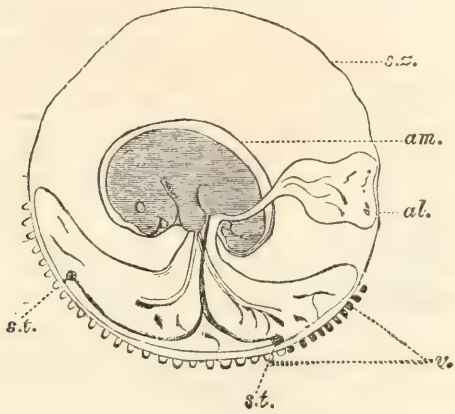


Fig. 158. — Diagramme montrant les relations des membranes fœtales chez un fœtus avancé de Marsupial (emprunté à Osborn) (*).

(fig. 158), dont la plus grande partie de la membrane subzonale et du sac vitellin étaient malheureusement déchirés, le sac vitellin adhérait encore à la membrane subzonale, mais le sinus terminal ne suivait plus le bord de la surface d'adhérence et dans la portion extérieure à ce sinus, la seule conservée, les villosités recevaient des vaisseaux du sac vitellin. L'allantoïde, très vasculaire, adhérait également par son extrémité à la membrane subzonale, mais la surface d'adhérence était sans villosités.

Autant qu'il est possible de conclure de ces observations trop peu nombreuses, les Marsupiaux possèdent donc d'abord un véritable placenta formé par le sac vitellin ; l'allantoïde s'accole plus tard à la membrane subzonale et peut-être dans la dernière période de la vie embryonnaire y a-t-il coexistence d'un placenta vitellin et d'un placenta allantoïdien ? (H. F. Osborn, Observations upon the fœtal membranes of the Opossum and other Marsupials. — *Quart. journ. of micr. science*, 1883.) (*Trad.*)

(1) De nombreuses contributions à nos connaissances des différents types de placentas ont été publiées dans ces dernières années, parmi lesquelles il faut citer celles de Turner et d'Ercolani, tant à cause de la variété des formes dont ils traitent que de la lumière importante qu'ils ont jetée sur la structure du placenta.

(*) Mêmes lettres que dans la figure précédente. — *v*, villosités vasculaires. Les villosités représentées en noir sont les seules observées réellement, les autres sont supposées exister dans les membranes fœtales complètes.

Parmi les Mammifères existants qui possèdent un véritable placenta, le type le plus primitif se retrouve probablement dans les formes où la portion placentaire du chorion est limitée à une surface relativement restreinte à la face dorsale de l'embryon, tandis que le faux chorion est formé par la fusion du sac vitellin vasculaire avec le reste de la membrane subzonale. Dans toutes les formes existantes qui présentent cette disposition des membranes fœtales, il y a une caduque. Tel n'était cependant probablement pas le cas dans les formes primitives dont elles sont descendues (1). Le placenta, d'après la description d'Ercolani, paraît être plus simple chez la Taupe que chez toute autre espèce. Les Insectivores, les Chiroptères (2) et les Rongeurs sont les groupes qui présentent ce type de placenta, et comme le Lapin, parmi les derniers, a été plus complètement étudié que les autres espèces, nous commencerons par lui.

Lapin. — Chez la femelle gravide du Lapin, on trouve généralement plusieurs œufs dans chaque corne de l'utérus. La disposition générale des membranes de l'œuf lorsqu'elles ont atteint leur développement complet est représentée dans la figure 159.

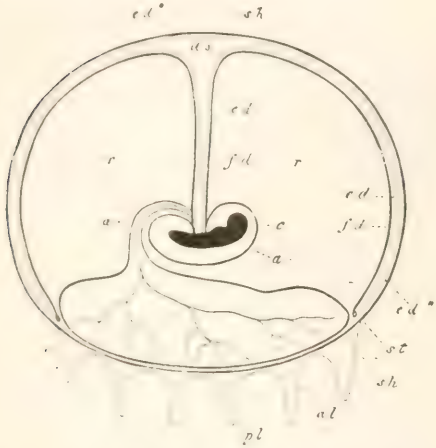


Fig. 159. — Coupe diagrammatique longitudinale d'un œuf de Lapin à un stade avancé de la gestation (empruntée à Kölliker d'après Bischoff) (*).

L'embryon est entouré par un amnios relativement étroit. Le sac vitellin (*ds*) est vaste et attaché à l'embryon par un long pédoncule. Il a la forme d'un sac aplati intimement appliqué sur à peu près les deux tiers de la surface de la membrane subzonale. La paroi externe de ce sac, adjacente à la membrane subzonale, est formée d'hypoblaste seulement ; mais la paroi interne est recouverte par le mésoblaste de l'aire vasculaire, comme l'indique le trait noir (*fd*). L'aire vasculaire est limitée par le sinus terminal (*st*). A un stade moins avancé du développement, le sac vitellin n'avait pas la forme comprimée représentée dans la figure. Il est cependant remarquable que l'aire vasculaire ne s'étend jamais sur tout le sac vitellin : mais que la paroi interne

(1) Voy. Ercolani (n° 197, et Harting (201), et aussi Von Baer, *Entwicklungsgeschichte*, III, de la page 225, 1re partie où l'importance de la surface de l'aire réduite où s'étend l'allantoïde par rapport à celle du sac vitellin est nettement visible.

(2) Voy. la note p. 227 (*Trad.*).

(*) [illegible] — *a*, amnios. — *d*, caroïde. — *al*, allantoïde avec vaisseaux sanguins. — *sh*, membrane subzonale. — *pl*, villosité placentaire. — *fd*, couche vasculaire du sac vitellin. — *ed*, couche hypoblastique du sac vitellin. — *ed'*, portion interne de l'hypoblaste. — *ed''*, portion externe de l'hypoblaste (feuillet [illegible] la cavité comprimée du sac vitellin). — *ds*, cavité du sac vitellin. — *st*, sinus terminal. — *c*, coupe transversale de la paroi interne [illegible] à l'amnios, à l'allantoïde et au sac vitellin (cœlome externe).

vasculaire du sac vitellin se soude à la paroi externe, et à la membrane subzonale, et forme ainsi un faux chorion qui reçoit le sang du sac vitellin. Cette partie du chorion ne développe pas de villosités vasculaires.

L'allantoïde (*al*) est un simple sac vasculaire avec une vaste cavité. Une partie de ses parois s'applique contre la membrane subzonale, et donne naissance au chorion vrai d'où naissent de nombreuses villosités vasculaires. Celles-ci s'enfoncent dans les cryptes utérines correspondantes. Il semble probable, d'après les observations de Bischoff et de Kölliker, que la membrane subzonale, dans l'aire du placenta, se fixe à la paroi de l'utérus par des villosités même avant sa fusion avec l'allantoïde. Dans les périodes plus avancées de la gestation, l'enchevêtrement des parties maternelle et fœtale du placenta devient très intime, et le placenta est véritablement décidu. La cavité de l'allantoïde persiste jusqu'à la naissance. Entre le sac vitellin, l'allantoïde et l'embryon, il reste une vaste cavité remplie d'un liquide albumineux (1).

Le Lièvre ne diffère pas d'une manière appréciable du Lapin dans la disposition des membranes fœtales.

Rat. — Chez le Rat (*Mus decumanus*) (fig. 160), le sac allantoïdien s'atro-

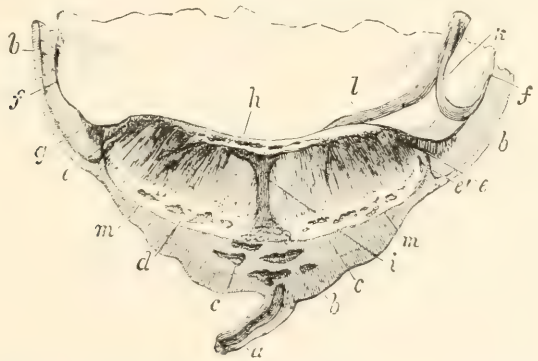


Fig. 160. — Coupe du placenta et des parties adjacentes d'un rat de trois centimètres de long (emprunté à Huxley) (*).

phie complètement avant la fin de la vie fœtale (2) et il se développe, au point d'union de la portion maternelle du placenta et de la muqueuse utérine non modifiée, un repli de la muqueuse qui enveloppe complètement le chorion tout entier et lui forme une chambre spéciale distincte de la cavité générale de l'utérus. Les replis de cette nature, qui sont particulièrement développés chez l'Homme et les Singes, sont désignés sous le nom de caduque réfléchie. La caduque réfléchie du Rat est réduite à une extrême minceur, ou même disparaît avant la fin de la gestation.

(1) Et tapissée par un épithélium propre (cœlome externe de Dastre (*Trad.*).
(2) Ce fait est nié par Nasse; voy. Kölliker (n° 183), p. 361.

(*) *a*, veine utérine. — *b*, paroi de l'utérus. — *c*, portion caverneuse de la paroi de l'utérus. — *d*, portion caduque de l'utérus à structure caverneuse. — *i*, grande veine pénétrant dans la portion fœtale du placenta. — *f*, faux chorion irrigué par des vaisseaux vitellins. — *k*, vaisseaux vitellins. — *l*, vaisseaux allantoïdiens. — *g*, limite du placenta vrai. — *e*, *m*, *m*, *e*, ligne de jonction des parties décidues et non décidues de la paroi utérine.

Cochon d'Inde — Le développement du Cochon d'Inde est traité ailleurs, mais en tant que ses particularités permettent une comparaison avec le Lapin, la ressemblance entre les deux types paraît être très grande.

La vésicule blastodermique du Cochon d'Inde est complètement enfermée dans une capsule fournie par la paroi utérine (caduque réfléchie) (fig. 161). L'épithélium de la vésicule blastodermique en contact avec la paroi utérine n'est pas épiblastique, mais correspond à l'hypoblaste du sac vitellin des autres formes, et le mésoblaste de la plus grande partie de sa face interne est richement vascularisé (*yk*), l'aire vasculaire étant limitée par un sinus terminal.

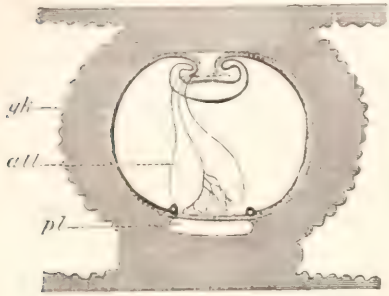


Fig. 161. — Coupe diagrammatique longitudinale d'un œuf de Cochon d'Inde et des parois utérines adjacentes à un stade avancé de la gestation (d'après Bischoff) (*).

La vésicule blastodermique est située dans la capsule utérine, de telle sorte que l'embryon est attaché à la partie voisine du bord libre de l'utérus. Sur le côté opposé de l'utérus, celui auquel est attaché le mésométrium, il pénètre dans la paroi de la vésicule blastodermique de nombreux prolongements vasculaires de la paroi utérine qui établissent en ce point une connexion organique entre les deux (*pl*). Les vaisseaux sanguins de la vésicule blastodermique (sac vitellin) s'arrêtent tout d'un coup immédiatement autour de l'aire de fixation à l'utérus ; mais à une période plus avancée, l'allantoïde gagne cette aire et s'y soude. Les vaisseaux sanguins de l'allantoïde et de l'utérus s'intriquent et il se forme un placenta discoïdal plus ou moins semblable à celui du Lapin (*pl*). La cavité de l'allantoïde, si elle se développe, disparaît complètement.

Chez tous les Rongeurs, le placenta paraît être situé sur le côté mésométrique de l'utérus (1).

Insectivores. — Chez la Taupe (*Talpa*) et la Musaraigne (*Sorex*), les membranes fœtales sont d'une manière générale semblables à celles du Lapin, et il existe toujours un placenta discoïdal décidu. Il peut être situé n'importe où à la circonférence du tube utérin. La cavité allantoïdienne persiste (Owen), mais l'allantoïde ne recouvre que la portion placentaire du chorion. Le sac vitellin persiste et se soude à la portion non allantoïdienne de la membrane

(1) Chez le Cochon d'Inde, Bischoff a signalé des villosités éparses sur la région du chorion vascularisée par le sac vitellin dans une zone concentrique au placenta allantoïdien. J'ai moi-même rencontré des villosités analogues mais beaucoup plus développées et très serrées vers la périphérie du placenta chez le Paca (*Cœlogenys paca*). Chez le Cabiai, je les ai trouvées remplacées par un réseau de plis peu saillants anastomosés entre eux. (*Trad.*)

(*) [illegible] ombilicale formée d'une couche hypoblastique externe (ombrée) et d'une couche mésoblastique interne vasculaire (en noir). A l'extrémité de cette couche est situé le sinus terminal. — *all*, allantoïde. — *pl*, placenta.

Les parties [illegible] ombrées sont les parois de l'utérus.

subzonale qu'il vascularise. Il paraîtrait (Owen) exister une petite caduque réfléchie. Une disposition semblable s'observe chez le Hérisson (*Erinaceus europæus*) (Rolleston), chez lequel le placenta occupe la position dorsale typique. La description de Rolleston n'indique pas bien si le sac vitellin persiste jusqu'à la fin de la vie fœtale, mais il semble probable qu'il en est ainsi. Il y a une caduque réfléchie considérable qui ne recouvre cependant pas le chorion tout entier. Chez le Tenrec (*Centetes*) le sac vitellin et la portion non placentaire du chorion sont décrits par Rolleston comme faisant défaut, mais il ne paraît pas impossible que cela soit dû au mauvais état de conservation de l'exemplaire qu'il a étudié. L'amnios est grand.

Chez les Chiroptères (*Vespertilio* et *Pteropus*) le sac vitellin est grand et se soude à une partie du chorion, le grand sac vitellin a été observé chez le *Pteropus* par Rolleston et chez le *Vespertilio* par Owen. Les vaisseaux allantoïdiens se distribuent au placenta seulement. Les Chiroptères sont d'ordinaire unipares (1).

Simiadés et Anthropidés. — Les membranes fœtales des Singes et de l'Homme, quoique différentes dans leur origine de celles des Rongeurs et des Insectivores, leur ressemblent dans leur forme définitive, et leur étude peut trouver sa place ici. Les premiers stades du développement de ces membranes chez l'embryon humain n'ont pas été observés d'une manière satisfaisante; mais on sait que l'œuf, peu après son entrée dans l'utérus, s'attache à la paroi utérine qui a subi pendant ce temps des modifications préparatoires considérables. Un repli de la paroi utérine paraît se développer autour de la vésicule blastodermique et lui former une capsule complète, mais le mode exact de développement de cette capsule n'a pas été observé et ne peut être qu'un objet de déductions. Pendant la première quinzaine de la grossesse des villosités se développent sur toute la surface de l'œuf, d'après Allen, Thomson, mais d'après Reichert, seulement comme un anneau autour du bord de l'œuf un peu aplati, et l'attachent à l'utérus. L'histoire ultérieure des premiers

(1) Les membranes fœtales des Chiroptères sont construites sur deux types très différents, selon que l'on s'adresse à la famille des Phyllostomides d'une part, ou aux autres groupes de l'autre, ils n'ont en commun que la forme discoïdale du placenta. Chez les Phyllostomides (*Desmodus*, *Artibeus*, *Macrotus*) elles sont disposées exactement comme chez les Rongeurs, c'est-à-dire que le placenta est seul vascularisé par l'allantoïde et que la vésicule ombilicale (sac vitellin) s'aplatit, s'accole à tout le faux chorion qu'elle vascularise et disparaît comme organe distinct; je n'ai cependant pas pu constater la présence d'un sinus terminal. Dans toutes les autres familles, la disposition se rapproche davantage de celle des Primates; les vaisseaux de l'allantoïde se distribuent non seulement dans le placenta, mais dans le chorion tout entier; la vésicule ombilicale adhérant d'abord au chorion sur un espace très limité s'en écarte de bonne heure et finit par n'y être plus rattachée que par une bride conjonctive dans laquelle existent des anastomoses entre les vaisseaux vitellins et les vaisseaux allantoïdiens; la vésicule ombilicale persiste pendant toute la vie embryonnaire, prend un développement considérable et constitue un agent de glycogénie important. Le seul caractère commun entre les Chiroptères et les Rongeurs est la persistance de la cavité intermédiane à l'amnios, à la vésicule ombilicale et au chorion tapissée par un épithélium propre (cœlome externe de Dastre) et en continuité avec la cavité pleuropéritonéale. Dans le genre *Miniopteus*, le placenta est bidiscoïdal. — H.-A. Robin, Recherches anatomiques sur les Mammifères de l'ordre des Chiroptères (*Ann. des sc. nat.*, 6e sér. XII, 1881) et Sur les Membranes fœtales des Chiroptères de la famille des Phyllostomides (*Comptes rend. de l'Acad. des sciences*, 1883.) (*Trad.*)

stades est extrêmement obscure, et, en grande partie, objet de spéculations : on trouvera dans un paragraphe spécial ce qui en est connu, et je prendrai ici l'histoire du développement à la quatrième semaine environ.

A ce stade, un chorion complet est constitué et est probablement dérivé de l'extension du mésoblaste de l'allantoïde, non accompagné par l'hypoblaste sur toute la face interne de la membrane subzonale. Sur toute la surface du chorion font saillie des prolongements ramifiés, recouverts par un épithélium. L'allantoïde n'a pas de cavité, mais il existe un épithélium hypoblastique dans le pédoncule allantoïdien qui ne forme pas cependant un tube continu. Les vaisseaux sanguins du chorion proviennent des artères et des veines allantoïdiennes ordinaires. La disposition générale de l'embryon et de ses membranes à cette période est représentée d'une manière diagrammatique dans la figure 162. Autour de l'embryon, l'on voit l'amnios déjà séparé de lui par un intervalle considérable. Le sac vitellin se montre en *ds*. Relativement aux autres parties, il est beaucoup plus petit qu'il ne l'était à un stade antérieur. Le pédoncule allantoïdien est représenté en *al*, de même que le pédoncule du sac vitellin, il est enveloppé par l'amnios (*am*). Le chorion avec ses prolongements vasculaires entoure l'embryon tout entier.

Il est à noter que l'état du chorion à ce stade est très semblable au type normal de placenta diffus décrit plus loin.

Pendant que s'effectuent ces changements dans les membranes embryon-

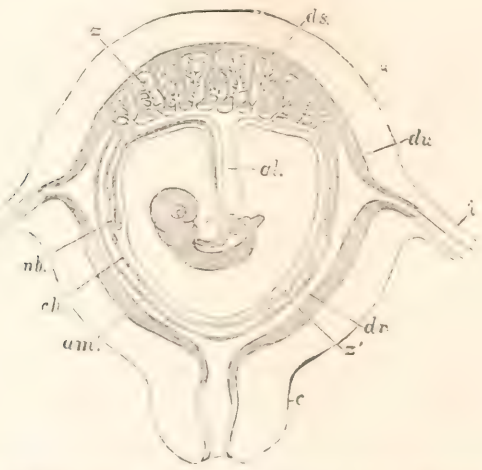


Fig. 162. — Coupe diagrammatique de l'utérus humain gravide avec le fœtus qu'il contient.*

naires, la vésicule blastodermique augmente considérablement de dimensions et fait une saillie considérable à la paroi supérieure de l'utérus. On distingue d'ordinaire trois régions dans la paroi utérine par rapport à la vésicule blastodermique ; et comme la partie superficielle de toutes ces régions

* *al*, pédoncule allantoïdien. — *ds*, vésicule ombilicale. — *am*, amnios. — *ch*, chorion. — *ds*, caducque utérine. — *du*, caducque vraie. — *c*, cicatrice ombilicale. — *i*, trompe de Fallope. — *c*, col de l'utérus. — *nb*, villosité, lieu de la placenta vraie. — *z*, villosité de la partie non placentaire du chorion. (A. Lee.)

est rejetée avec l'arrière-faix, chacune d'elles est appelée une caduque. Elles sont représentées à un stade un peu plus avancé dans la figure 162. La partie de la paroi réfléchie sur la vésicule blastodermique est appelée *caduque réfléchie* (decidua reflexa) (*dr*); la partie de la paroi qui forme l'aire autour de laquelle s'insère la caduque réfléchie est appelée *caduque sérotine* (decidua serotina) (*ds*); la paroi générale de l'utérus, sans rapport avec l'embryon, est appelée *caduque vraie* (decidua vera) (*du*).

La caduque réfléchie et la caduque sérotine réunies entourent le chorion dont les prolongements pénètrent dans leurs cryptes. A cette période, l'une et l'autre sont richement et presque uniformément vascularisées. La cavité générale de l'utérus est en grande partie oblitérée par l'œuf, mais persiste encore comme un espace rempli de mucus entre la caduque réfléchie et la caduque vraie.

Les changements qui s'effectuent à partir de cette période sont bien connus. L'amnios continue à augmenter de dimension, sa cavité étant distendue par le liquide amniotique jusqu'à venir en contact avec le chorion dont il reste cependant séparé par une couche de tissu gélatineux (tissu muqueux interannexiel de Dastre). Les villosités du chorion dans la région recouverte par la caduque réfléchie perdent peu à peu leur vascularisation et s'atrophient

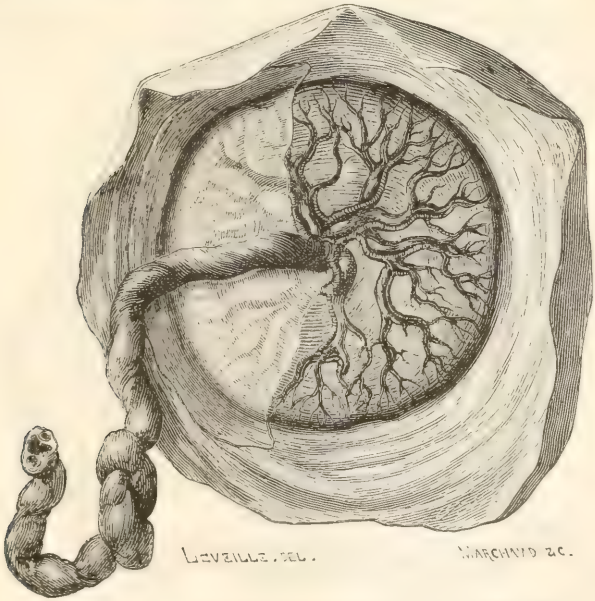


Fig. 163. — Placenta humain. Face externe ou utérine (Naegelé).

en partie, mais, dans la région en contact avec la caduque sérotine, se multiplient et deviennent plus vasculaires et plus arborescentes (fig. 162, *z* et fig. 166). La première région est appelée *chorion lævé*, et la dernière *chorion frondosum*. Le *chorion frondosum et la caduque sérotine forment ensemble le placenta.*

Quoique le chorion lævé ait perdu sa vascularisation, les prolongements de

sa surface n'avortent pas complètement. A mesure que l'époque de la naissance approche, il s'unit de plus en plus intimement avec la caduque réfléchie, jusqu'à ce que l'union des deux soit si intime qu'on ne puisse plus reconnaître leur limite exacte. La vésicule ombilicale (fig. 162, *nb*), quoique très réduite en dimensions et aplatie, persiste sous une forme reconnaissable jusqu'à l'époque de la naissance.

A mesure que l'embryon grandit, l'espace intermédiaire à la caduque vraie et à la caduque réfléchie se réduit, et les deux parties finissent par se souder. La caduque vraie est surtout caractérisée par la présence dans son tissu subépithélial de cellules arrondies particulières, et par la disparition d'un revêtement distinct de cellules épithéliales. Pendant toute la gestation, elle reste très vasculaire. La caduque réfléchie, après la disparition des vaisseaux du chorion lævé, devient non vasculaire, son tissu subit des changements semblables, en général, à ceux de la caduque vraie, et comme on l'a déjà vu, elle se soude d'une part avec le chorion, et de l'autre avec la caduque vraie. La membrane qui résulte de sa fusion avec cette dernière devient de plus en plus mince à mesure que la gestation avance et est réduite à une mince couche au moment de la naissance.

Le placenta a une forme un peu discoïdale, une surface utérine légèrement

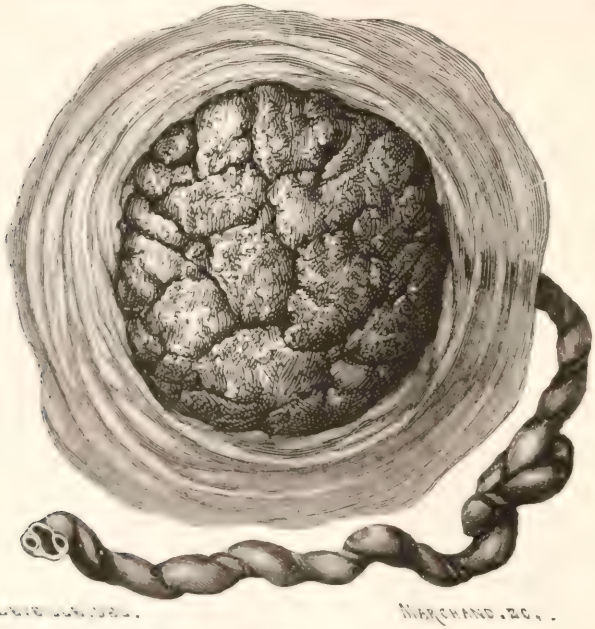


Fig. 163. — Placenta humain. Face interne ou fœtale (Naegelé).

convexe (fig. 163), et une surface embryonnaire concave (fig. 164). A son bord, il se continue tant avec la caduque réfléchie qu'avec la caduque vraie. Près du centre de la surface embryonnaire s'implante le cordon ombilical.

Comme on l'a déjà vu, le placenta est formé par la caduque sérotine et les villosités fœtales du chorion frondosum. Les tissus fœtaux et maternels sont

beaucoup plus intimement unis (fig. 165) que dans les formes décrites plus haut. Les villosités du chorion qui étaient, originellement, comparativement simples, deviennent de plus en plus compliquées, et prennent une forme

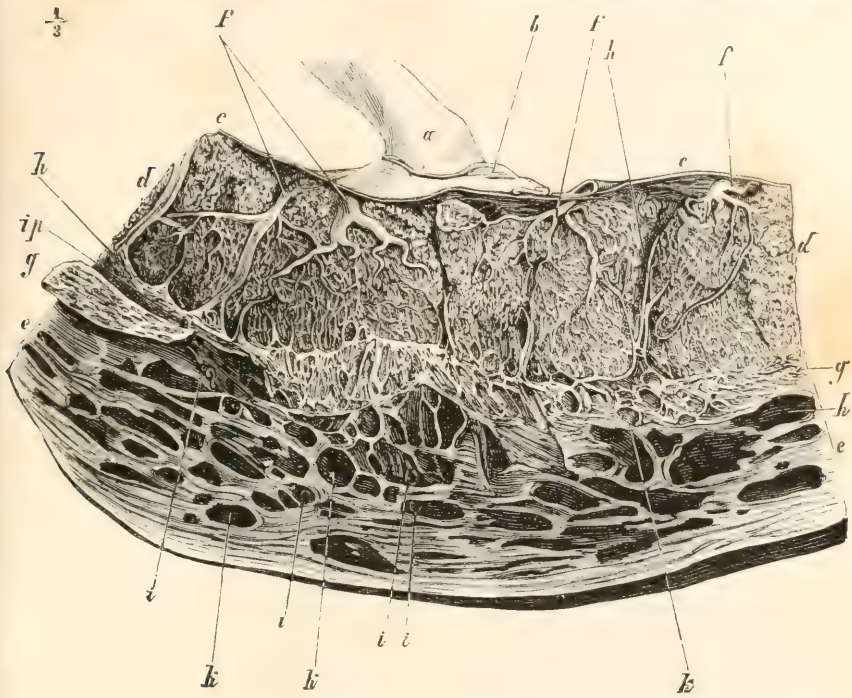


Fig. 165. — Coupe de l'utérus et du placenta humain à la treizième semaine de la gestation (Charpentier, d'après Ecker).

extrêmement arborescente. Chacune d'elles contient une veine et une artère qui se subdivisent pour pénétrer dans les ramifications compliquées et sont reliées par une riche anastomose (fig. 166). Les villosités sont formées principalement de tissu conjonctif, mais sont recouvertes par une couche épithéliale que l'on croit généralement être dérivée de la membrane subzonale ; mais comme l'a le premier vu Goodsir, et comme l'ont depuis montré plus complètement Ercolani et Turner, cette couche épithéliale est en réalité une partie de la caduque sérotine cellulaire de la paroi utérine, qui est devenue adhérente aux villosités dans le développement du placenta (fig. 176, *g*). Le placenta est divisé en une série de lobes appelés d'ordinaire cotylédons, par des cloisons qui se dirigent vers le chorion. Ces cloisons qui appartiennent à la sérotine sont situées entre les villosités arborescentes du chorion. Les cotylédons eux-mêmes consistent en une trame de tissu traversé par de vastes espaces vasculaires formés par la dilatation des vaisseaux sanguins maternels de la

(*) *a*, cordon ombilical. — *b*, amnios. — *c*, chorion. — *dd*, partie fœtale du placenta. — *ee*, paroi utérine. — *ff*, ramifications arborescentes qui constituent la trame du placenta. — *gg*, caduque maternelle. — *hh*, prolongements de la caduque pénétrant dans le placenta fœtal. — *ii*, artères utérines contournées en spirale ou en tire-bouchon. — *ip*, rameau artériel pénétrant dans le placenta. — *kk*, sinus veineux de la matrice. (Emprunté à Charpentier d'après A. Ecker.)

sérotine; les ramifications des villosités fœtales plongent dans ces espaces sanguins. Elles y flottent en partie librement, et sont en partie attachées par des trabécules délicates au tissu maternel (fig. 176, G). Elles sont,

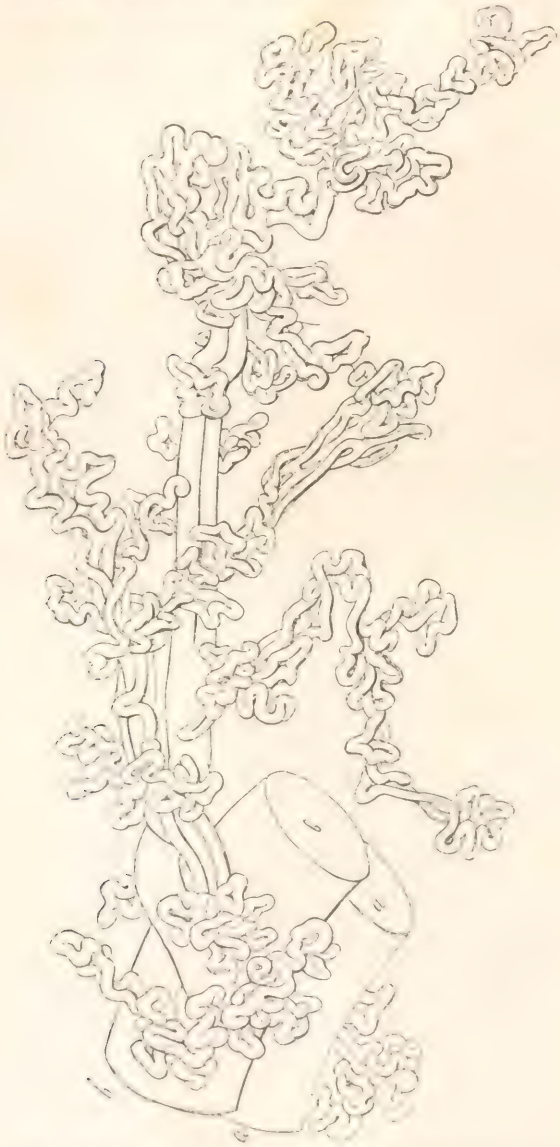


Fig. 176. — Villosité de la portion fœtale du placenta humain (*).

nécessairement, séparées du sang maternel par la couche épithéliale utérine mentionnée plus haut. Le sang est apporté à la partie maternelle du

(*) [illegible] (E. H. Weber).

placenta par des artères enroulées en spirale qui ne se divisent pas en capillaires, mais s'ouvrent dans les vastes espaces sanguins déjà décrits. De ces espaces naissent des veines utéro-placentaires obliques qui traversent la sérotine et forment un système de vastes sinus veineux dans la paroi utérine adjacente (fig. 165, *cc*), et débouchent enfin dans le système veineux général de l'utérus. A la naissance, le placenta tout entier est rejeté avec les caduques vraie et réfléchie confondues ; et les vaisseaux sanguins rompus dans ce processus sont fermés par la contraction de la paroi utérine.

Les membranes fœtales et le placenta des Simiadés (Turner, n° 265) sont sous la plupart des rapports très semblables à ceux de l'Homme ; mais le placenta est, dans la plupart des cas, divisé en deux lobes, quoique chez le Chimpanzé, le Cynocéphale et les Singes du nouveau monde, il paraisse être simple.

Les types de placenta décidu décrits jusqu'ici sont d'ordinaire réunis par les anatomistes seus le nom de placentas *discoïdaux*, quoiqu'il faille bien noter qu'ils sont très différents. Chez les Rongeurs, les Insectivores et les Chiroptères, il y a un placenta d'ordinaire dorsal, dont l'extension correspond à celle de l'aire de contact entre l'allantoïde et la membrane subzonale, tandis que le sac vitellin adhère à une grande partie de la membrane subzonale. Chez les Singes et l'Homme, l'allantoïde s'étend sur toute la face interne de la membrane subzonale ; le placenta est situé à la face ventrale de l'embryon et n'occupe qu'une faible partie de la surface de l'allantoïde. Le placenta des Singes et de l'Homme pourrait être appelé métadiscoïdal, pour le distinguer du placenta discoïdal primitif des Rongeurs et des Insectivores.

Chez les Tatous (*Dasypus*), le placenta est réellement discoïdal et décidu (Owen et Kölliker) ; Alph. Milne-Edwards a montré que chez le *Dasypus novemcinctus*, le placenta est zonaire ; Kölliker et lui ont trouvé dans l'utérus quatre embryons ayant chacun son amnios propre, mais les placentas étaient unis et les quatre embryons renfermés dans un chorion commun. Il ne paraît pas y avoir de caduque réfléchie. Chez les Paresseux, le placenta se rapproche du type discoïdal (Turner, n° 218). Il occupe chez le *Cholœpus Hoffmanni*, à peu près les quatre cinquièmes de la surface du chorion et est composé d'environ trente-quatre lobes discoïdaux. Il existe une véritable caduque et les capillaires maternels sont remplacés par un système de sinus (fig. 176). L'amnios est adjacent à la face interne du chorion. On trouve aussi un placenta en forme de dôme parmi les Édentés, chez le *Myrmecophaga* et le *Tamandua* (Milne-Edwards, n° 208).

Placenta zonaire. — Une autre forme de placenta décidu est appelée placenta *zonaire* ; dans cette forme, le placenta occupe une large zone ou ceinture du chorion, laissant les deux pôles libres. On le rencontre chez les Carnivores, le Daman (*Hyrax*), l'Éléphant et l'Oryctérope.

Il est facile de comprendre comment le placenta zonaire peut être dérivé de la disposition primitive des membranes (voy. p. 224), par l'extension d'une aire placentaire discoïdale en une aire zonaire, mais il est possible que quelques-uns des types de placenta zonaire puissent être dérivés de la concentration d'un placenta diffus (voy. p. 247) sur une aire zonaire. L'absence de pla-

centa aux extrémités du chorion s'explique par le fait qu'elles ne sont pas couvertes par une réflexion de la muqueuse utérine. Dans les périodes avancées de la gestation, l'aire placentaire devient cependant, dans la plupart des formes, beaucoup plus restreinte que l'aire de contact entre l'utérus et le chorion.

Chez le Chien (1), qui peut servir de type, il y a un vaste sac vitellin constitué de la manière ordinaire, mais qui ne se soude pas au chorion. Il s'étend d'abord jusqu'à l'extrémité de l'œuf qui a une forme de citron et persiste jusqu'à la naissance. L'allantoïde s'étend d'abord sur le côté dorsal de l'embryon où elle se soude avec la membrane subzonale, sur une aire discoïdale peu étendue.

Avant la fusion de l'allantoïde avec la membrane subzonale, il se développe sur toute la surface externe de l'œuf, excepté les pôles, de nombreuses villosités non vasculaires qui s'enfoncent dans les cryptes utérines. Lorsque l'allantoïde adhère à la membrane subzonale, elle envoie des prolongements vasculaires dans ces villosités. Les villosités vasculaires ainsi formées sont naturellement d'abord confinées à l'aire en forme de disque où l'allantoïde adhère à la membrane subzonale. *Il se forme ainsi un placenta discoïdal rudimentaire*, ressemblant beaucoup à celui des Rongeurs. L'opinion émise plus haut que le placenta zonaire dérive du placenta discoïdal, trouve dans ce fait un argument important.

La cavité de l'allantoïde est vaste, et sa partie interne est en contact avec l'amnios. L'aire d'adhérence entre la partie externe de l'allantoïde et la membrane subzonale s'étend peu à peu à toute la face interne de la membrane subzonale et il se forme des villosités vasculaires sur toute la surface adhérente excepté aux deux pôles extrêmes de l'œuf. La partie recouverte la dernière est le côté ventral, où le sac vitellin touche la membrane subzonale.

Pendant l'extension de l'allantoïde, sa cavité persiste, et sa partie interne recouvre non seulement l'amnios, mais aussi le sac vitellin. Elle adhère à l'amnios et lui fournit des vaisseaux sanguins (Bischoff).

L'allantoïde atteignant toute son extension, il se forme une large zone placentaire portant de nombreuses villosités ramifiées qui s'enfoncent dans les fossettes correspondantes développées dans les parois de l'utérus. Les formations maternelle et fœtale deviennent intimement intriquées et très vasculaires, et à la naissance une grande partie de la portion maternelle est entraînée avec le placenta; une partie cependant reste attachée à la paroi musculaire de l'utérus. Les villosités du chorion ne pénètrent pas dans des glandes utérines. La zone occupée par le placenta diminue considérablement, proportionnellement au chorion à mesure que celui-ci s'allonge, et à la fin de la gestation, la largeur de la zone placentaire ne dépasse pas le cinquième de la longueur totale du chorion.

Au bord de la zone placentaire, une petite portion de la muqueuse utérine se réfléchit sur la partie non placentaire du chorion et forme une petite caduque réfléchie analogue à celle de l'Homme.

Les Carnivores ressemblent en général beaucoup au Chien, mais chez le Chat, toute la portion maternelle du placenta tombe avec la portion fœtale,

(1) Voy. Bischoff n° 175).

de sorte que le placenta est plus complètement décidu que chez le Chien. Chez le Phoque gris (*Halichœrus gryphus*) (Turner, n° 219), la disposition générale des membranes fœtales est la même que dans les autres groupes de Carnivores, mais une caduque réfléchie considérable se développe au bord du placenta. La portion fœtale du placenta est divisée par une série de fissures de premier ordre qui donnent naissance à des fissures secondaires et tertiaires ; des lames vasculaires de la paroi utérine pénétrant dans ces fissures. La surface générale de la portion fœtale du placenta entre les fissures est recouverte par une membrane grisâtre formée par la coalescence des portions terminales des villosités fœtales.

La structure du placenta chez le Daman (*Hyrax*) est décrite par Turner (n° 221), comme très semblable à celle des Félidés. Le sac allantoïdien est vaste, et couvre toute la surface de la membrane subzonale. L'amnios est également grand, mais le sac vitellin semble disparaître de bonne heure au lieu de persister, comme chez les Carnivores, jusqu'à la fin de la vie fœtale.

L'Éléphant (Owen, Turner, Chapmann) possède un placenta zonaire, mais il existe un groupe de villosités près de chaque pôle du chorion.

Turner (n° 220) a montré que chez l'Oryctérope il existe un placenta zonaire qui diffère cependant par plusieurs particularités du placenta zonaire normal des Carnivores ; et il est même douteux qu'il soit réellement décidu. Il y a un seul embryon qui remplit le corps de l'utérus et pénètre aussi dans l'une des cornes. Le placenta forme une large zone médiane, laissant les deux pôles libres. La ceinture placentaire est beaucoup plus large que chez les Carnivores, car elle occupe une moitié ou plus du diamètre longitudinal total du chorion. Les villosités choriales sont arborescentes et diffusément éparses ; quoique les parties maternelles et fœtales soient fortement intriquées, on ne sait pas d'une manière certaine si leur adhésion est suffisante pour que le tissu subépithélial maternel soit entraîné à la naissance avec la portion fœtale du placenta. L'allantoïde adhère au chorion tout entier dont les parties non placentaires sont vasculaires. Dans le cordon ombilical il existait un reste de la vésicule allantoïdienne dans les embryons observés par Turner, mais le Fourmilier du Cap diffère beaucoup des Carnassiers par l'absence d'une vaste cavité allantoïdienne. L'amnios et l'allantoïde étaient en contact, mais il n'a pas été observé de sac vitellin.

Placenta non décidu. — Les autres Mammifères sont caractérisés par un placenta non décidu ou au moins par un placenta dans lequel des parties de l'épithélium maternel seulement et non des formations vasculaires maternelles sont rejetées à la parturition. Les placentas non décidus sont divisés en deux groupes :

1° Le placenta polycotylédonaire caractéristique des Ruminants vrais (Cervidés, Antilopidés, Bovidés, Camélopardalidés) ;

2° Le placenta diffus qui se rencontre chez les autres Mammifères non déciduates ; les Périssodactyles, les Suidés, les Hippopotamidés, les Tylopodes, les Tragulidés, les Siréniens, les Cétacés, le Pangolin, parmi les Edentés et les Lémuriens.

La forme polycotylédonaire est la plus différenciée et est probablement une modification de la forme diffuse. Le placenta diffus non décidu peut aisément être dérivé du type primitif (p. 224) par une extension de la portion

allantoïdienne du chorion et par l'exclusion du sac vitellin de toute participation à la formation du chorion.

La communauté d'un type de placenta diffus ne doit pas être regardée comme une preuve nécessaire d'affinité entre deux groupes, et il y a souvent même chez les animaux possédant un placenta diffus des différences considérables dans la disposition générale des membranes fœtales.

Ongulés. — Quoique les Ongulés comprennent à la fois des formes à placenta cotylédonaire et à placenta diffus, la disposition générale des membranes embryonnaires est si semblable dans le groupe tout entier qu'il convient de commencer par en donner une description qui s'appliquera aussi bien aux Ruminants qu'aux autres formes.

La vésicule blastodermique pendant les premiers stades du développement reste libre dans l'utérus, et il ne se développe pas de villosités non vasculaires semblables à celles du Chien ou du Lapin avant l'apparition de l'allantoïde. La vésicule blastodermique présente d'abord la forme sphérique ordinaire, mais elle s'étend de bonne heure et avec une prodigieuse rapidité en deux cornes extrêmement longues, qui, lorsqu'il n'y a qu'un seul embryon, finissent par occuper toute la longueur des deux cornes de l'utérus. L'aire embryonnaire se forme de la manière ordinaire, son grand axe faisant un angle droit avec celui de la vésicule. Avec le développement de l'amnios il se

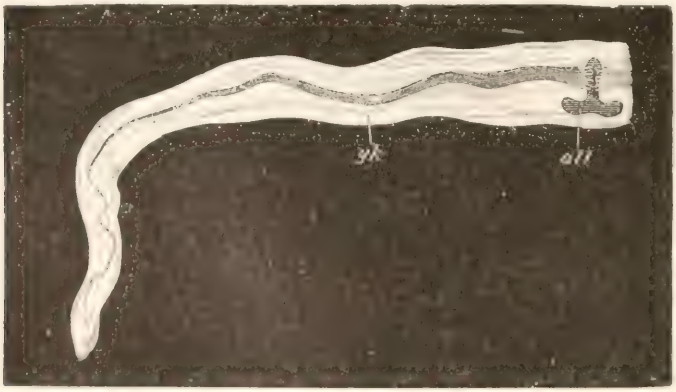


Fig. [illegible] — Jeune embryon et membranes fœtales de Chevreuil (d'après Bischoff) [illegible].

forme, comme à l'ordinaire, une membrane subzonale qui bientôt est séparée du sac vitellin par un espace considérable (fig. 167 et 168). Le sac vitellin se continue cependant en deux prolongements allongés (*yk*), qui vont jusqu'aux extrémités de la membrane subzonale. Il reçoit les vaisseaux sanguins normaux. Aussitôt qu'apparaît l'allantoïde (fig. 167 et 168, *all*), elle s'étend en deux prolongements, l'un droit et l'autre gauche, qui remplissent rapidement tout l'espace libre dans l'intérieur de la membrane subzonale et dans un grand nombre de cas, comme chez le Cochon (Von Baer), perforent les extrémités de la membrane au delà desquelles elles font saillie constituant les

[illegible] de l'appareil [illegible] ou sac [illegible]

diverticules de l'allantoïde. La cavité de l'allantoïde reste spacieuse, mais son revêtement hypoblastique se sépare du mésoblaste par suite de l'accroissement plus rapide de celui-ci. Le mésoblaste de l'allantoïde s'applique en dehors à la membrane subzonale pour former le chorion (1), et en dedans sur l'amnios dont la cavité reste très petite. La portion choriale du mésoblaste allantoïdien est très vasculaire, et celle appliquée sur l'amnios devient aussi vasculaire aux périodes plus avancées du développement.

Les cornes du sac vitellin s'atrophient graduellement, et le sac vitellin tout entier disparaît quelque temps avant la naissance.

Lorsqu'il y a deux ou plusieurs embryons dans l'utérus, les chorions des différents embryons peuvent s'unir là où ils sont en contact.

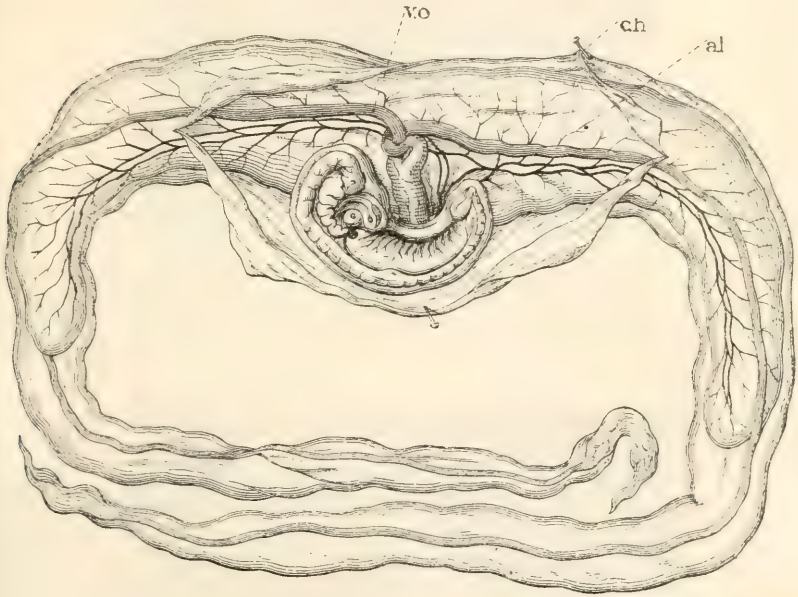


Fig. 168. — Jeune embryon de Mouton avec ses membranes fœtales (d'après Coste) (*).

Du chorion naissent de nombreuses villosités vasculaires qui pénètrent dans des fossettes correspondantes des parois utérines.

D'après la distribution de ces villosités, l'allantoïde est ou diffuse ou polycotylédonaire. Le Cochon présente le type le plus simple de placenta diffus. Les villosités de la surface du chorion couvrent une large zone, ne laissant libres que les deux pôles ; leur disposition diffère par conséquent de celle du placenta zonaire par la plus grande largeur de la zone sur laquelle elles s'étendent.

Les villosités ont la forme de papilles simples disposées sur une série de bourrelets très vasculaires comparativement aux dépressions intermédiaires.

(1) D'après Bischoff, la membrane subzonale s'atrophie laissant le mésoblaste allantoïdien constitué par le chorion tout entier.

(*) *vo*, veine ombilicale. — *ch*, chorion. — *al*, allantoïde.

En examinant un chorion injecté (fig. 169), l'on aperçoit certaines taches claires non vasculaires d'où rayonnent les bourrelets qui portent les villosités. La surface de l'utérus s'adapte exactement aux élévations du chorion, et les sillons qui reçoivent les bourrelets choriaux sont très vasculaires

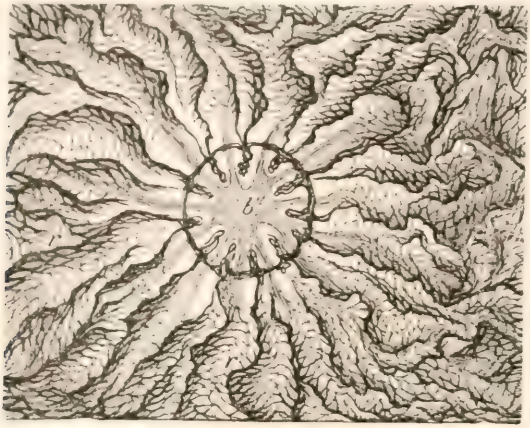


Fig. 169. — Portion du chorion injecté d'un Cochon fortement grossie (empruntée à Turner) (*).

(fig. 170). D'un autre côté, il y a des dépressions circulaires non vasculaires qui correspondent aux aires non vasculaires du chorion. C'est dans ces

Fig. 170. — Vue de face de la muqueuse injectée d'un Cochon (empruntée à Turner) (**).

dépressions, et dans elles seulement, que s'ouvrent les glandes de l'utérus (fig. 170, *g*) (Turner). Les portions maternelle et fœtale du placenta du Cochon se séparent avec la plus grande facilité.

Chez la Jument (Turner), les villosités fœtales sont disposées sur une bande

(*) La figure montre une petite tache circulaire (*b*) entourée par un cercle vasculaire, à partir duquel rayonnent les bourrelets villeux (*r*).

(**) La figure montre une tache circulaire non vasculaire où s'ouvre une glande (*g*) entourée de nombreuses cryptes [illegible].

zonaire moins bien définie que chez le Cochon, quoique faisant encore défaut sur un petit espace aux deux pôles du chorion et vis-à-vis du col de l'utérus. Les villosités filiformes, quoique uniformément réparties à l'œil nu, se montrent, avec un grossissement, réunies en petits cotylédons qui péné-

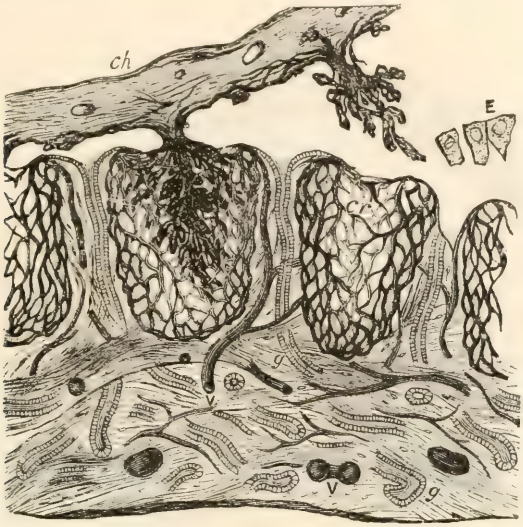


Fig. 171. — Coupe verticale du placenta injecté de la Jument (emprunté à Turner) (*).

trent dans les cryptes correspondantes de l'utérus (fig. 171). Autour des cryptes utérines sont des bourrelets réticulés sur lesquels s'ouvrent les glandes utérines.

Les autres Ongulés à placenta diffus ne diffèrent par aucune particularité importante de ceux déjà décrits.

La forme polycotylédonaire du placenta s'observe chez les Ruminants seuls. Son caractère essentiel consiste en ce que les villosités fœtales ne sont pas uniformément distribuées, mais réunies en groupes ou cotylédons qui forment autant de petits placentas (fig. 172). Les villosités fœtales de ces cotylédons s'enfoncent dans des fossettes correspondantes creusées dans les points épaissis de la paroi de l'utérus (fig. 173 et 174). Dans un grand nombrede cas (Turner), l'enchevêtrement des tissus maternels et fœtaux est si intime que des parties considérables de l'épithélium maternel sont entraînées lorsque les villosités fœtales se séparent de l'utérus. Les glandes de l'utérus s'ouvrent dans les intervalles entre les cotylédons. Le caractère des cotylédons diffère considérablement dans les différents types. Les parties maternelles sont en forme de coupe chez la Brebis et en forme de champignon chez la Vache. Il y en a de soixante à cent chez la Vache et la Brebis, mais seulement cinq ou six chez le Chevreuil. Chez la Girafe, outre de grands et de petits cotylé-

(*) *ch*, chorion avec ses villosités en partie en place, en partie arrachées des cryptes (*cr*). — *E*, cellules épithéliales lâches qui formaient le revêtement de la crypte. — *g*, glandes utérines. — *v*, vaisseaux sanguins.

dons, existent des rangées et des amas de courtes villosités, de sorte que le placenta est plus ou moins intermédiaire entre les types polycotylédonaire et diffus. Un type de placenta également intermédiaire se rencontre chez le *Cervus mexicanus* (Turner).

En dehors des Onguiés, les groupes qui sont caractérisés par l'existence d'un

Fig. 472. — Utérus de Vache en milieu de la gestation (empruntée à Colin) *.

placenta diffus sont les Siréniens, les Cétacés, le Pangolin et les Lémuriens.

Siréniens. — Parmi les Siréniens, la placentation du Dugong est connue par quelques observations de Harting (n° 201). Le placenta est diffus et non décidu : les villosités sont éparses partout excepté aux pôles. La vésicule ombilicale disparaît de bonne heure.

Cétacés. — Chez les Cétacés, autant que nous pouvons généraliser d'après les observations de Turner sur l'*Orca gladiator* et le Narwal, et celles d'An-

* A, matrice. — B, cotylédons utérins. — C, placentas. — D, allantoïde. — E, cordon ombilical. — F, [illegible] — G, [illegible] — H, [illegible] — I, [illegible]

derson (n° 191) sur le *Platanista* et l'*Orcella*, la vésicule blastodermique est très allongée et asymétriquement prolongée en deux cornes. Le mésoblaste (fig. 175) de l'allantoïde paraît s'étendre sur toute la face interne de la membrane subzonale, mais la cavité de l'allantoïde persiste seulement comme un large sac à la face ventrale de l'embryon (*al*). L'amnios (*am*) est énorme, et du côté dorsal arrive en contact avec le chorion et paraît s'y souder ; du côté ventral il recouvre la paroi interne de l'allantoïde persistante. Le chorion, excepté sur une surface peu étendue aux deux pôles et en face du col de l'utérus, est presque uniformément couvert de villosités plus nombreuses que

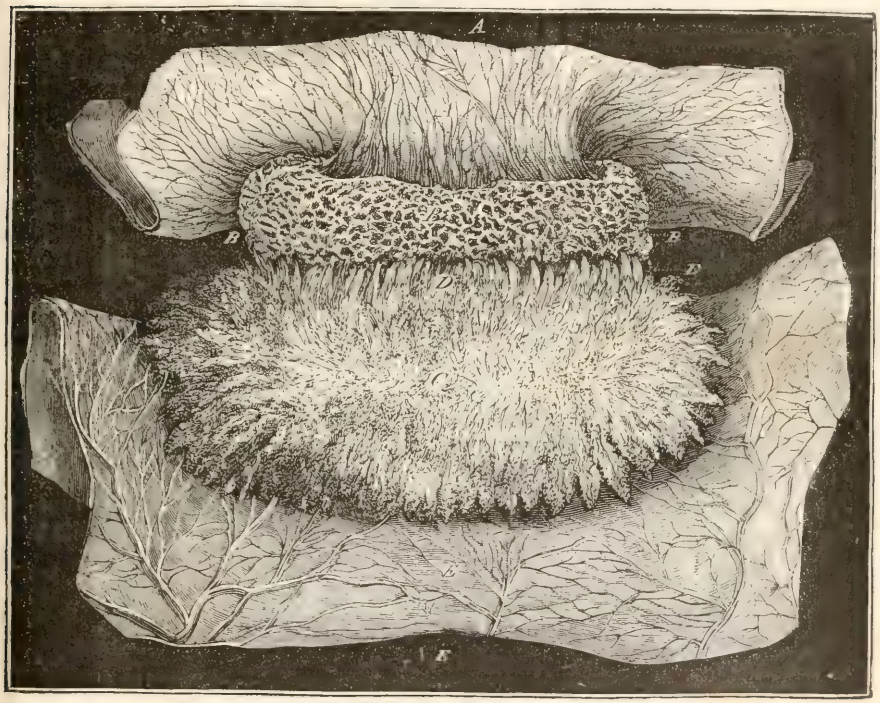


Fig. 173. — Cotylédon de Vache, les parties fœtales et maternelles étant à demi séparées (emprunté à Colin) (*).

dans la figure 175. Les Cétacés diffèrent considérablement des Ongulés par la grande dimension de l'amnios, et les faibles dimensions du sac allantoïdien persistant.

Pangolin. — Le Pangolin (*Manis*), parmi les Édentés, présente un type de placenta diffus (1). Les villosités sont disposées en bourrelets rayonnants à

(1) Les observations à ce sujet sont dues à Sharpey et sont citées par Huxley (n° 202) et avec de nouvelles observations par Turner dans son mémoire sur la placentation des Paresseux. Anderson (n° 101) a également récemment confirmé la description de Sharpey sur le caractère diffus du placenta du Pangolin.

(*) *A*, utérus. — *E*, chorion. — *B*, partie maternelle du cotylédon. — *C*, partie fœtale.

partir d'une bande longitudinale non villeuse à la face concave du chorion.

Le Pangolin nous fournit le troisième type de placenta rencontré chez les Édentés. A ce sujet, je ne puis que citer Turner (*Journal of Anat. and Phys.*, X, p. 706) :

« Les Tatous (*Dasypus*), d'après le professeur Owen, possèdent un placenta

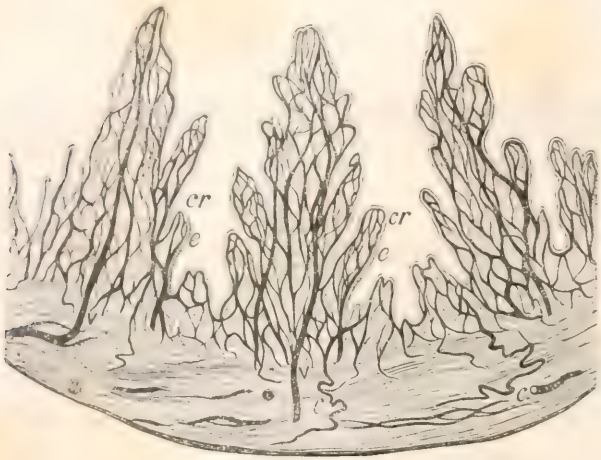


Fig. 174. — Coupe verticale semi-diagrammatique d'une portion du cotylédon maternel d'un Mouton (empruntée à Turner) (*).

unique, mince, oblong, discoïdal; un exemplaire probablement du *Dasypus gymnurus*, récemment décrit par Kölliker (1), présentait un placenta transversalement ovale, qui occupait les deux tiers supérieurs de l'utérus. Chez le

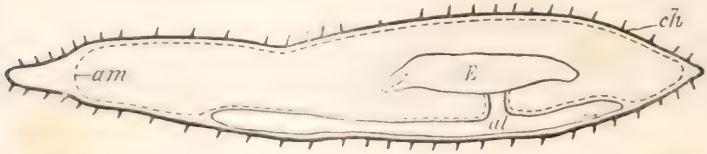


Fig. 175. — Diagramme des membranes fœtales de l'*Orca gladiator* (empruntée à Turner) (**).

Pangolin, comme l'a montré le Dr Sharpey, le placenta est diffus sur la surface entière du chorion et de la muqueuse utérine. Chez le *Myrmecophaga* et le *Tamandua*, comme l'ont fait connaître MM. Milne-Edwards, le placenta est disposé sur le chorion à la manière d'un dôme. Chez les Paresseux, comme je l'ai décrit ailleurs, le placenta est en dôme dans sa forme générale

(1) *Entwicklungsgeschichte des Menschen*, etc. 2e édit., p. 362. Leipzig, 1876. (Trad. française.

(*) *D. sexcinctus*. — *e*, revêtement épithélial des cryptes. — *v*, veines et *c*, artères flexueuses du tissu conjonctif sous-épithélial.

(**) *ch*, chorion. — *am*, amnios. — *al*, allantoïde. — *E*, embryon.

et consiste en une série de lobes discoïdaux agrégés. Chez l'Oryctérope enfin, comme je viens de le montrer, le placenta est largement zonaire. »

Lémuriens. — Les Lémuriens, malgré leurs affinités avec les Primates et les Insectivores, ont, comme l'ont montré Alph. Milne-Edwards et Turner, une forme de placenta très différente en apparence. Il n'y a qu'un embryon qui occupe le corps et l'une des cornes de l'utérus. Le sac vitellin disparaît de bonne heure et l'allantoïde (Turner) se renfle en un lobe droit et en un lobe gauche qui se rejoignent sur le dos de l'embryon. La cavité de l'allantoïde persiste et le mésoblaste de la paroi externe se confond avec la membrane subzonale (l'épithélium hypoblastique restant distinct) pour donner naissance au chorion.

A la surface du chorion sont de nombreuses villosités vasculaires qui pénètrent dans les cryptes utérines. Elles sont distribuées d'une manière générale, quoique faisant défaut aux deux extrémités du chorion et en face du col de l'utérus; leur distribution rentre dans le type diffus de Turner. Des plaques libres de villosités correspondent à des aires lisses de la surface de la muqueuse utérine dans lesquelles s'ouvrent de nombreuses glandes utriculaires. Il n'y a pas de caduque.

Quoique le type de placenta des Lémuriens diffère d'une manière incontestable de celui des Primates, il faut bien noter qu'il est facile de concevoir que le placenta des Primates dérive de celui des Lémuriens.

On se souvient que chez l'Homme, avant que le vrai placenta ne soit développé, il y a un moment où des villosités vasculaires simples sont éparses sur le chorion. Il semble très probable que c'est là une répétition de l'état du placenta des ancêtres des Primates qui a été probablement plus ou moins conservé par les Lémuriens. On a vu plus haut que la ressemblance du placenta métadiscoïdal de l'Homme et de celui des Chiroptères, des Insectivores et des Rongeurs, est plutôt physiologique que morphologique.

Histologie comparée du placenta.

Il ne rentre pas dans le plan de cet ouvrage de traiter au point de vue histologique des modifications qui ont lieu dans les parois de l'utérus pendant la gestation. Il convient cependant de présenter au lecteur un court exposé des relations des tissus maternels et fœtaux dans les différentes variétés de placenta : ce sujet a été admirablement traité par Turner (n° 222 au mémoire duquel est empruntée la figure 176.

La condition du placenta la plus simple qui soit connue est celle qui se rencontre chez le Cochon (B). Les villosités fœtales en forme de papilles s'enfoncent dans les cryptes maternelles. Les villosités (*v*) sont formées d'un cône de tissu conjonctif parcouru par des capillaires et sont recouvertes par une couche d'épithélium très plat (*e*), dérivée de la membrane subzonale. Les cryptes maternelles sont tapissées par l'épithélium utérin (*e'*), immédiatement au-dessous duquel est un plexus capillaire. Les vaisseaux maternels et fœtaux sont séparés ici par une double couche épithéliale. La disposition générale est la même dans le placenta diffus des autres formes, et dans le placenta polycotylédonaire des Ruminants, mais dans ce dernier les villo-

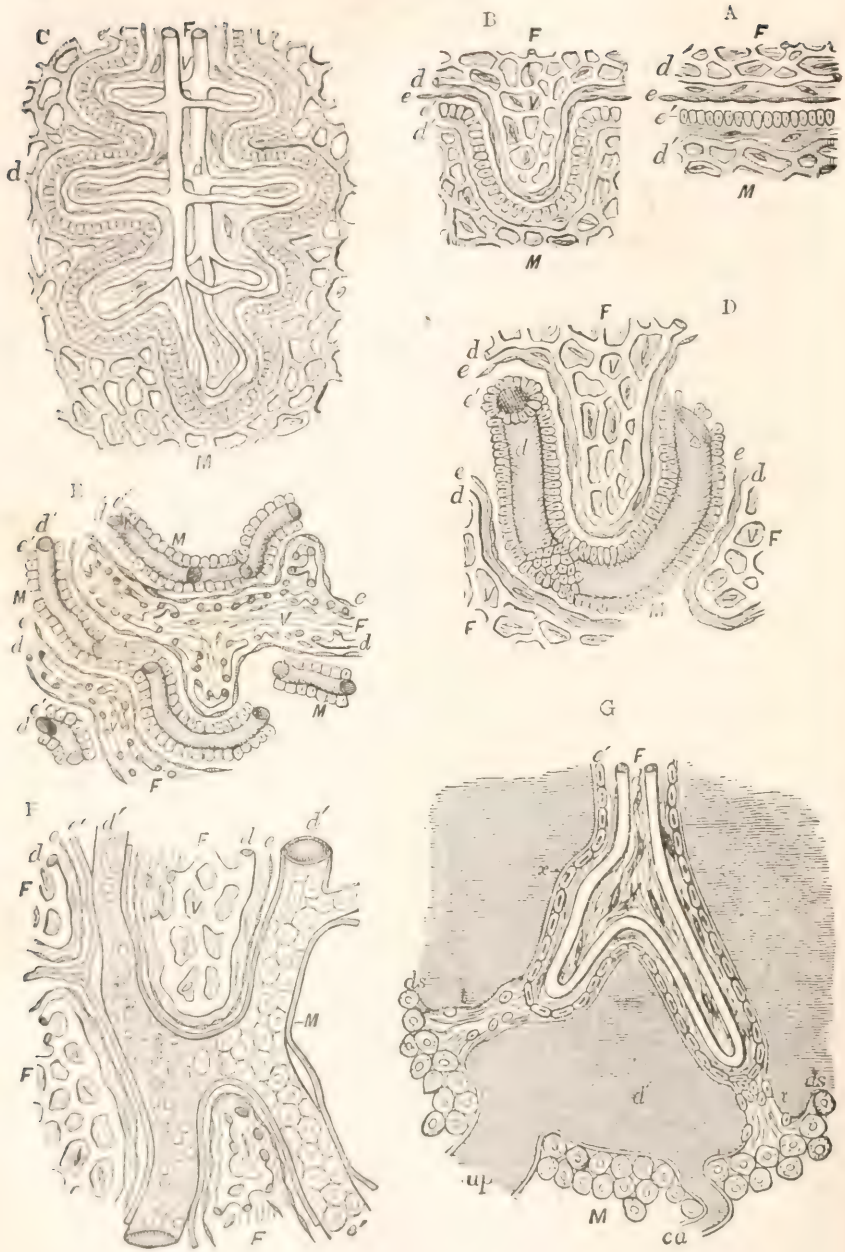


Fig. 176. — Représentations diagrammatiques de la structure intime du placenta (empruntée à Turner)[1].

[1] *F*, portion fœtale. — *M*, portion maternelle du placenta. — *c*, épithélium du chorion. — *c'*, épithélium du parenchyme maternel. — *d*, vaisseaux fœtaux. — *d'*, vaisseaux maternels. — *v* villosités.

sités fœtales (C) acquièrent une forme arborescente. Les vaisseaux maternels conservent la forme de capillaires.

Dans le placenta décidu, on trouve d'ordinaire une disposition beaucoup plus compliquée. Dans le placenta zonaire typique du Renard et du Chat (D et E), le tissu maternel est réduit à une trame entièrement trabéculaire, l'intérieur des trabécules étant parcouru par des capillaires dilatés (*d*). Les trabécules sont couvertes d'un épithélium utérin plus ou moins columnaire (*e'*), et sont en contact de chaque côté avec les villosités fœtales. Les capillaires des villosités fœtales conservent leur dimension normale et les villosités sont recouvertes par une couche épithéliale plate (*e*).

Chez le Paresseux (F) les capillaires maternels sont plus dilatés encore, et l'épithélium qui les recouvre est formé de cellules polygonales très plates.

Dans le placenta humain (G) comme dans celui des Singes, la modification la plus considérable est due à ce que les vaisseaux maternels se dilatent en vastes sinus communiquant librement entre eux (*d'*). Dans ces sinus, les villosités fœtales plongent librement par la plus grande partie de leur surface, quoique étant attachées çà et là à leurs parois. Dans les stades avancés de la vie fœtale, il n'y a qu'une couche épithéliale (*e'*) entre les vaisseaux fœtaux et les vaisseaux maternels ; cette couche revêt immédiatement les villosités fœtales, mais, comme l'ont montré Turner et Ercolani, appartient au tissu utérin. Dans les villosités fœtales, les vaisseaux conservent leur forme capillaire.

Évolution du placenta.

D'après les observations d'Owen sur les Marsupiaux, il est évident que dans ce groupe le sac vitellin joue un rôle important sinon le plus important dans l'absorption des matériaux nutritifs fournis par la mère au fœtus. Le fait que chez les Marsupiaux le sac vitellin et l'allantoïde prennent l'un et l'autre part à la vascularisation du chorion, rend *à priori* probable que tel était aussi le cas dans les types primitifs de placentaires, et cette déduction est confirmée par le fait que chez les Rongeurs, les Insectivores et les Chiroptères, les membranes fœtales présentent réellement cette disposition. Chez les Placentaires primitifs, il y avait probablement dans le chorion une région allantoï-

A, placenta dans sa forme schématique.
B, structure du placenta du Cochon.
C, structure du placenta de la Vache.
D, structure du placenta du Renard.
E, structure du placenta du Chat.
F, structure du placenta du Paresseux ; sur le côté droit de la figure l'on voit les cellules plates de épithélium maternel *in situ*, sur le côté gauche elles sont enlevées et l'on voit le vaisseau maternel dilaté avec ses globules sanguins.
G, structure du placenta humain.
Outre les lettres déjà expliquées : *s* représente la caduque sérotine du placenta. — *t*, les trabécules de la sérotine se rattachant aux villosités fœtales. — *ca*, les artères flexueuses. — *up*, une veine utéro-placentaire. — *x*, un prolongement du tissu maternel à l'extérieur de la villosité en dehors de la couche cellulaire *e'*, qui peut représenter ou l'endothélium du vaisseau maternel, ou un tissu délicaconjonctif appartenant à la sérotine, ou l'un et l'autre. La couche *e'* représente les cellules maternelles dérivées de la sérotine. La couche de l'épithélium fœtal n'est pas visible sur les villosités du placenta humain complètement développé.

dienne *discoïdale* dont les villosités simples comme celles du Cochon s'enfonçaient dans des cryptes de l'utérus ; mais il n'est pas possible de dire jusqu'à quel point la portion ombilicale du chorion, qui, sans aucun doute, était vasculaire, peut avoir également porté des villosités. Ce type primitif des membranes fœtales, en divergeant dans différentes directions, a donné naissance aux types de membranes fœtales existant actuellement.

D'une manière générale on peut poser comme principe que toute variation, dans quelque direction que ce soit, qui tend à augmenter la faculté d'absorption du chorion doit être avantageuse. Il y a évidemment deux moyens d'obtenir ce résultat : ou par l'augmentation de la complexité des villosités fœtales et des cryptes maternelles sur une surface limitée, ou par l'extension de la partie du chorion couverte de villosités placentaires. Des combinaisons diverses des deux procédés doivent naturellement être également avantageuses.

Le changement le plus fondamental qui se soit produit chez tous les Placentaires existants est l'exclusion de la vésicule ombilicale de toute fonction importante dans la nutrition (1) du fœtus.

La disposition des parties fœtales chez les Rongeurs, les Insectivores et les Chiroptères peut être directement dérivée de la forme primitive en supposant que les villosités de l'aire placentaire discoïdale soient devenues plus complexes de façon à former un placenta discoïdal *décidu*, le sac vitellin jouant encore un rôle, quoique peu important au point de vue physiologique, dans la vascularisation du chorion.

Chez les Carnivores, nous devons prendre pour point de départ le placenta discoïdal, comme le montre le fait que la région allantoïdienne du placenta est discoïdale à l'origine (p. 234) ; un placenta zonaire décidu indique une augmentation à la fois d'étendue et de complexité. La diminution relative de la largeur de la zone placentaire chez les Carnivores dans la période avancée de la vie fœtale est probablement due à ce qu'une relation plus intime entre les parties fœtales et les parties maternelles est plus avantageuse pour la nutrition du fœtus qu'une extension de leur surface de contact. La raison n'en est pas évidente, mais comme on le verra plus loin, il y a d'autres cas où il peut être démontré qu'une diminution dans l'étendue du placenta a été accompagnée par une augmentation de complexité de ses villosités.

Le second type de différenciation de la forme primitive du placenta discoïdal trouve des exemples chez les Lémuriens, les Suidés et le Pangolin. Dans tous ces cas l'extension des villosités placentaires

(1) Il s'agit bien entendu de l'absorption des éléments nutritifs fournis par la mère. Nous avons vu que la vésicule ombilicale acquiert d'une manière adaptative un rôle important comme organe de glycogénèse, chez la plupart des Chiroptères. Il en est de même, d'après Nasse, chez le Hérisson (*Trad.*).

paraît avoir augmenté de façon à couvrir presque toute la membrane subzonale sans que les villosités soient en même temps devenues beaucoup plus complexes. Le placenta diffus couvrant tonte la surface du chorion paraît s'être différencié dans diverses directions. Le placenta *métadiscoïdal* de l'Homme et des Singes d'après son mode d'ontogénie (p. 228) est évidemment dérivé d'un placenta diffus (très probablement semblable à celui des Lémuriens) par une concentration des villosités fœtales qui étaient originellement dispersées sur tout le chorion, à une aire discoïde et par une augmentation de leur arborescence.

Les formes polycotylédonaires de placenta sont dues à des concentrations semblables des villosités fœtales d'un placenta originellement diffus.

Les Édentés forment un groupe à types de placenta très variables. Très probablement ces types peuvent s'être différenciés dans le groupe lui-même aux dépens d'un placenta diffus, tel que celui qui s'observe chez le Pangolin. Le placenta zonaire de l'Oryctérope peut facilement être dérivé de celui du Pangolin par la disparition des villosités fœtales aux deux pôles de l'œuf. Le faible développement de la vésicule ombilicale chez l'Oryctérope indique que son placenta discoïdal n'est pas, comme celui des Carnivores, dérivé directement d'un type à chorion vascularisé à la fois par l'allantoïde et par la vésicule ombilicale. Les placentas discoïdaux et en dôme des Tatous, des Fourmiliers et des Paresseux peuvent facilement s'être constitués aux dépens d'un placenta diffus, de la même manière que le placenta discoïdal des Simiadés et des Anthropidés paraît s'être constitué aux dépens d'un placenta diffus comme celui des Lémuriens.

La présence d'un placenta zonaire chez le Daman et l'Éléphant ne fournit pas nécessairement une preuve d'affinité de ces types avec les Carnivores. Un placenta zonaire peut facilement avoir son origine dans un placenta diffus ; et la présence de deux plaques villeuses aux pôles du chorion chez l'Éléphant indique que cela était probablement le cas pour cet Animal.

Quoiqu'il résulte évidemment de ces considérations que le placenta peut servir jusqu'à un certain point dans la classification ; cependant les ressemblances frappantes qui peuvent exister entre des formes de placenta aussi essentiellement différentes que celles de l'Homme et des Rongeurs, par exemple, doivent empêcher de l'employer quand il n'est pas accompagné d'autres caractères.

Types spéciaux de développement.

Cochon d'Inde (*Cavia cobaya*). — Il y a un grand nombre d'années, Bischoff (n° 176) a montré que le développement du Cochon d'Inde différait d'une manière frappante de celui des autres Mammifères. Sa description qui fut

d'abord reçue avec quelque doute a été, d'une manière générale, complètement confirmée par Hensen (n° 182) et Schäfer (n° 190), mais nous sommes aussi loin que jamais d'expliquer le mystère du phénomène.

L'œuf, entouré par la zona radiata, tombe dans la trompe de Fallope et subit une segmentation qui n'a pas été étudiée avec beaucoup de détail. A la fin de la segmentation, six jours environ après la fécondation, il prend (Hensen) une forme vésiculaire non différente de celle des autres Mammifères. Au côté interne d'une paroi de cette vésicule est attachée une masse de cellules granuleuses semblable à la masse hypoblastique de la vésicule blastodermique du Lapin. L'œuf est encore libre dans l'utérus et entouré de sa zona radiata. Les phénomènes qui s'effectuent ensuite sont, malgré les observations de Bischoff, de Reichert (n° 188) et de Hensen, encore entourés d'une grande obscurité. Il est certain, cependant, que pendant le cours du septième jour, un épaississement annulaire de la muqueuse utérine sur le bord libre de l'utérus donne naissance à une sorte de diverticule de la cavité utérine, dans lequel se loge l'œuf. Vis-à-vis du diverticule, la membrane muqueuse du côté mésométrique de l'utérus s'épaissit aussi, et cet épaississement s'unit bientôt (peu après le septième jour) avec la paroi du diverticule, et enferme complètement l'œuf dans une capsule close.

L'histoire de l'œuf pendant la première période de son inclusion dans le diverticule de la paroi utérine n'est pas elucidée d'une manière satisfaisante. Il apparaît dans le diverticule, pendant le huitième jour et les jours suivants, un corps cylindrique dont une extrémité est attachée aux parois utérines à l'orifice du diverticule. L'extrémité opposée du cylindre est libre et contient un corps solide.

Deux opinions ont été émises sur la nature de ce cylindre. Reichert et Hensen le regardent comme un prolongement de la paroi utérine, tandis que le corps contenu dans son sommet libre est regardé comme l'œuf. Bischoff et Schäfer soutiennent que le cylindre lui-même est l'œuf attaché à la paroi utérine. Les observations des derniers auteurs, et particulièrement celles de Schäfer, me paraissent confirmer l'exactitude de leur opinion (1).

Le cylindre s'allonge graduellement jusqu'au douzième jour. Avant cette période, il s'attache par sa base à l'épaississement mésométrique de l'utérus, et entre en connexion vasculaire avec lui. Pendant son allongement, il devient creux et rempli d'un liquide non coagulable dans l'alcool, tandis que le corps contenu dans son sommet reste sans modification jusqu'au dixième jour.

Le dixième jour, une cavité se développe dans l'intérieur de ce corps qui en même temps augmente de volume. Ses parois s'attachent ensuite dans la plus grande partie au bord libre du cylindre et s'épaississent considérablement ; le reste de la paroi tournée vers la cavité du cylindre devient une membrane relativement mince. A l'extrémité libre du cylindre, il apparaît au treizième jour une aire embryonnaire semblable à celle des autres Mammifères. Elle est d'abord ronde mais devient bientôt pyriforme, et il y apparaît une ligne et une gouttière primitives ; à leur apparition il devient évident que la *couche*

(1) Les descriptions de Schäfer et de Hensen sont en contradiction plus ou moins directe quant à la structure de l'œuf après la formation de l'embryon ; et il n'est pas possible de décider entre les deux opinions sur l'œuf jusqu'à ce que les points de divergence aient été éclaircis.

externe du cylindre est l'hypoblaste (1), *et non, comme chez tous les autres Mammifères, l'épiblaste ; et que l'épiblaste est formé par la paroi de la vésicule interne, c'est-à-dire du corps solide originel situé à l'extrémité du cylindre.* Ainsi la face dorsale de l'embryon est tournée en dedans et la face ventrale en dehors. La position ordinaire des feuillets est complètement intervertie.

L'œuf, primitivement cylindrique, prend ensuite une forme sphérique, et le mésoblaste apparaît en rapport avec la ligne primitive de la manière ordinaire. Une lame de mésoblaste splanchnique s'attache à la face interne de la paroi externe hypoblastique de l'œuf, une lame somatique à l'épiblaste de la vésicule interne et une masse de mésoblaste pénètre dans la cavité de la grande vésicule formant le commencement de l'allantoïde. La structure générale de l'œuf à ce stade est représentée dans la figure 177, empruntée à Schäfer, et l'état de l'œuf tout entier se comprendra mieux par une description de cette figure.

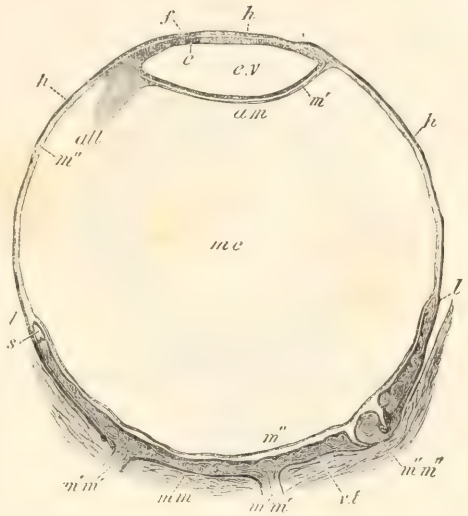


Fig. 177. — Coupe diagrammatique longitudinale de l'embryon de Cochon d'Inde dans ses membranes (d'après Schäfer) (*).

On voit qu'il consiste en deux vésicules : l'une externe grande (*h*), le cylindre ovulaire originel, unie à la paroi mésométrique de l'utérus, par une connexion vasculaire en *m'm'*, et une vésicule interne (*ev*), le corps solide originel de l'extrémité libre du cylindre ovulaire. La vésicule externe est formée d'un revêtement externe d'hypoblaste columnaire (*h*) qui est ou perforé ou invaginé dans l'aire de connexion vasculaire avec l'utérus, et d'une couche interne de mésoblaste splanchnique (*m''*) qui couvre sans interruption le prolongement utérin vasculaire. Au pôle supérieur de l'œuf est située la petite vésicule épiblastique, et au point de contact des deux vésicules, l'aire embryonnaire avec la ligne primitive (*f*) et la plaque médullaire vues en coupe longitudinale. La paroi plus mince de la vésicule interne est formée d'épiblaste et de mésoblaste somatique, et recouvre la face dorsale de l'em-

(1) D'après Hensen, l'hypoblaste du corps qu'il regarde comme l'œuf s'étend à la face interne du cylindre. La paroi originelle du cylindre persiste comme une très mince couche séparée de l'hypoblaste par une membrane.

(*) *e*, épiblaste. — *h*, hypoblaste. — *m'*, mésoblaste amniotique. — *m''*, mésoblaste splanchnique. — *am*, amnios. — *ev*, cavité de l'amnios. — *all*, allantoïde. — *f*, blastopore rudimentaire. — *mc*, cavité de la vésicule en continuité avec la cavité générale. — *mm*, membrane muqueuse de l'utérus. — *m'm'*, parties où les tissus utérins vasculaires perforent l'hypoblaste de la vésicule blastodermique. — *vt*, tissus utérins vasculaires. — *l*, limite du tissu utérin.

bryon exactement comme l'amnios. On la désigne effectivement d'ordinaire sous le nom d'amnios. La vaste cavité de la vésicule externe est en continuité avec la cavité générale, et l'allantoïde mésoblastique solide (*all*), encore dépourvue d'hypoblaste, y fait saillie (1).

La vésicule externe correspond exactement au sac vitellin, et sa couche mésoblastique reçoit la vascularisation ordinaire.

L'embryon s'isole du sac vitellin de la manière ordinaire, mais vient à être situé *non en dehors* de lui, comme dans les formes ordinaires, mais *dans son intérieur*, et lui est rattaché par un pédoncule ombilical. Le sac vitellin se substitue à une partie de la membrane subzonale des autres Mammifères. Le prétendu amnios me paraît, d'après son mode de développement et sa position, correspondre plutôt à la partie non embryonnaire de la paroi épiblastique (véritable membrane subzonale) de la vésicule blastodermique des formes ordinaires des Mammifères qu'au véritable amnios. Il paraîtrait ne pas se développer de véritable amnios.

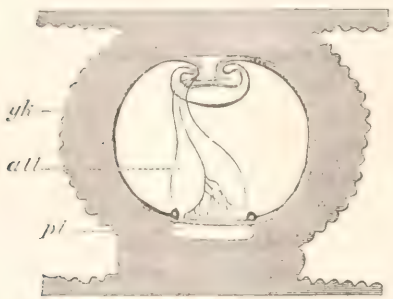


Fig. 178. — Coupe diagrammatique longitudinale d'un œuf de Cochon d'Inde et des parois utérines adjacentes à une période avancée de la gestation (d'après Bischoff) (*).

L'allantoïde rejoint le sac vitellin vers le dix-septième jour, dans la région de sa connexion vasculaire avec la paroi utérine, et donne naissance au placenta. La figure 178 représente d'une manière diagrammatique la structure de l'embryon à ce stade.

Le singulier intervertissement des feuillets chez le Cochon d'Inde a naturellement excité la curiosité des embryologistes, mais jusqu'ici aucune explication satisfaisante n'en a été proposée.

Lorsque l'œuf se fixe d'abord, on se souvient qu'il ressemble à la jeune vésicule blastodermique du Lapin, et il est naturel de supposer que la masse hypoblastique en apparence attachée à la paroi interne de la vésicule devient le corps solide de l'extrémité du cylindre ovulaire. Telle paraît être l'opinion de Bischoff, mais, comme on l'a vu, la masse solide est en réalité l'épiblaste! Peut-on concevoir que ce qui est l'hypoblaste dans une espèce devienne l'épiblaste dans une espèce très voisine? Pour moi, je ne puis le concevoir, et je suis réduit à l'hypothèse émise par Hensen que, dans le cours de la fixation de l'œuf aux parois de l'utérus, il se produit une rupture des parois de la vésicule blastodermique, et qu'elle se retourne de dedans en dehors. Il faut

(1) Hensen dit que l'hypoblaste ne pénètre jamais dans l'allantoïde, Bischoff au contraire, quoique non très précis sur ce point, indique qu'il y pénètre. Il dit cependant qu'il disparaît bientôt.

(*) *yk*, sac vitellin retourné (vésicule ombilicale) formé d'une couche hypoblastique externe (om [illegible] bombée en haut et à la suite de laquelle on voit le sinus terminal. — *all*, allantoïde. — *pl*, placenta.

Les parties extérieures [illegible] sont les parois utérines.

admettre cependant que dans l'état actuel de nos connaissances sur le développement de l'œuf au septième et au huitième jour, il n'est pas possible d'imaginer une explication satisfaisante de la manière dont cette inversion peut s'effectuer.

L'embryon humain. — Nos connaissances sur le premier développement de l'embryon humain sont encore dans un état peu satisfaisant. Les faits positifs que nous possédons sont relativement peu nombreux, et il n'est pas possible d'établir avec eux une histoire du développement qui puisse être comparée d'une manière satisfaisante à celle des autres formes, à moins de regarder tous les jeunes embryons connus comme anormaux. Le caractère le plus remarquable du développement, qui a été mis en lumière pour la première fois par Allen Thomson en 1839, est l'apparition très précoce de villosités ramifiées. Dans les quelques dernières années, on a rencontré plusieurs œufs, même plus jeunes que ceux décrits par Allen Thomson, qui montrent cette particularité.

Le mieux conservé de ces œufs est celui décrit par Reichert (n° 237). Cet œuf, quoique n'ayant probablement pas plus de treize jours, était complètement entouré d'une caduque réfléchie. Il présentait (fig. 179 A et B) une forme

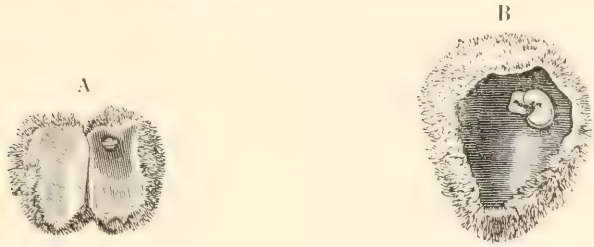


Fig. 179. — Œufs humains aux premiers stades du développement (emprunté à l'*Anatomie* de Quain) (*).

ovale et aplatie mesurant dans ses deux diamètres $5^{mm},5$ et $3^{mm},5$. Le bord était couvert de villosités ramifiées, tandis qu'au centre de chaque surface aplatie il y avait une aire dépourvue de villosités ; sur la surface adjacente à la paroi utérine était une aire sombre formée de deux rangées de cellules, que Reichert considère comme l'aire embryonnaire, tandis qu'il décrit la membrane formant le reste de l'œuf, y compris les villosités ramifiées, comme composée d'une seule rangée de cellules épithéliales.

Que l'opinion de Reichert, qui considère la tache sombre comme l'aire embryonnaire, soit exacte ou non, il est bien certain d'après les observations plus récentes de Beigel et Löwe (n° 228), d'Ahlfeld (n° 227) et de Kollmann (n° 234) sur des œufs presque aussi jeunes que ceux de Reichert, que la paroi des très jeunes œufs a une structure plus compliquée que Reichert n'est disposé à l'admettre. Ces auteurs ne s'accordent cependant pas entre eux, mais d'après la description de Kollmann, qui me paraît être la plus satisfaisante, il est probable qu'il est composé d'une couche épithéliale externe et d'une couche interne de

(*) *A* vue de face d'un œuf figuré par Reichert et supposé être d'environ 15 jours. — *B*, œuf d'environ quatre ou cinq semaines montrant la structure générale de l'œuf avant la formation du placenta. Une partie de la paroi de l'œuf est enlevée pour montrer l'embryon *in situ* (d'après Allen Thomson).

tissu conjonctif, et que le tissu conjonctif s'étend de très bonne heure dans les villosités ; de sorte que celles-ci ne sont pas creuses comme le supposait Reichert.

Les villosités, qui laissent d'abord les pôles aplatis de l'œuf libre, semblent s'étendre bientôt sur l'une des faces planes, et enfin sur toute la surface de l'œuf (fig. 179 C).

Si la région à deux couches de l'œuf de Reichert n'est pas l'aire embryonnaire, on n'a rien trouvé dans ces jeunes œufs qui puisse être nettement reconnu comme un embryon. Dans un œuf décrit par Breus (n° 228), et dans un autre décrit il y a longtemps par Wharton Jones, une masse trouvée dans l'intérieur de l'œuf peut être considérée (His) comme le reste du vitellus. Il est cependant très probable que tous les jeunes œufs découverts jusqu'ici sont plus ou moins pathologiques.

Le plus jeune œuf à embryon distinct a été décrit par His (n° 232). Cet œuf, qui est représenté d'une manière diagrammatique dans la figure 183, en coupe longitudinale, a la forme d'une vésicule ovale complètement couverte de villosités, plus aplatie d'un côté que de l'autre, et dont les deux diamètres sont d'environ 8mm,5 et 5mm,5. Un embryon avec sac vitellin était attaché au côté interne de la paroi aplatie de la vésicule par un pédoncule qui doit être

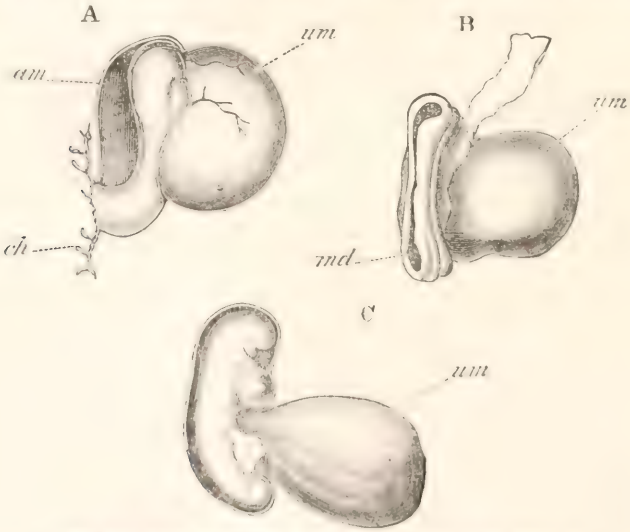


Fig. 180. — Trois jeunes embryons humains (empruntés à His) (*)

regardé comme le pédoncule allantoïdien (1); l'embryon et le sac vitellin remplissaient à très peu près toute la cavité de la vésicule.

(1) Allen Thomson me fait savoir qu'il est très porté à croire qu'un mode d'attache-

(*) A, [illegible] décrit par His, vu de profil. — *am*, amnios. — *um*, vésicule ombilicale. — *ch*, chorion [illegible] qui est rattaché par un pédoncule.

B, [illegible] décrit par Allen Thomson d'environ 12 à 14 jours. — *um*, vésicule ombilicale. — *md*, [illegible].

C, [illegible] décrit par His. — *um*, vésicule ombilicale.

L'embryon, qui n'était probablement pas tout à fait normal (fig. 180 A), était très imparfaitement développé ; une plaque médullaire était à peine indiquée, et quoique le mésoblaste ne fût pas segmenté, le repli céphalique séparant l'embryon du sac vitellin (*um*) était déjà indiqué.

L'amnios (*am*) était complètement formé, et les vaisseaux vitellins avaient fait leur apparition.

Deux embryons décrits par Allen Thomson (n° 239) ne sont qu'un peu plus âgés que les embryons de His. Tous deux appartiennent probablement à la première quinzaine de la gestation. Dans l'un et l'autre cas, l'embryon était plus ou moins séparé du sac vitellin, et dans l'un d'eux la gouttière médullaire était encore largement ouverte excepté dans la région du cou (fig. 180 B). Le pédoncule allantoïdien, s'il existe, n'a pas été nettement reconnu, et l'état de l'amnios n'a pas été non plus complètement étudié. Le plus petit des deux œufs avait 6 millimètres dans son plus grand diamètre, et était presque complètement couvert de villosités simples, plus développées d'un côté que de l'autre.

A une période un peu plus avancée, correspondant au stade d'un Poulet à la fin du second jour, les replis médullaires sont complètement fermés, la région du cerveau déjà marquée et la flexion crânienne commence. Le mésoblaste est divisé en nombreux somites, l'arc mandibulaire et les deux premiers arcs branchiaux sont indiqués. L'embryon n'est encore qu'incomplètement isolé du sac vitellin.

A un stade plus avancé encore, la flexion crânienne devient plus prononcée,

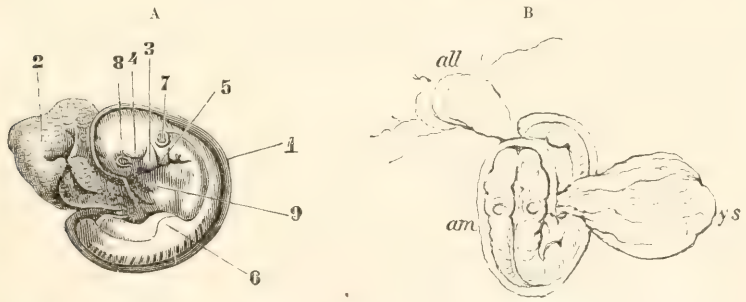


Fig. 181. — Deux vues d'un embryon humain entre la troisième et la quatrième semaine (*).

amenant le cerveau moyen à l'extrémité du grand axe de l'embryon. Le corps commence également à présenter une courbure ventrale (fig. 180 C).

Extérieurement, les embryons humains de cet âge sont caractérisés par le peu de développement de l'extrémité antérieure de la tête.

ment de l'extrémité postérieure de l'embryon et de la paroi de la vésicule, tel que celui décrit et figuré par His dans cet embryon, n'existait dans aucun des embryons plus jeunes qu'il a examinés.

(*) *A*, vue de profil (empruntée à Kölliker d'après Allen Thomson). — 1, amnios. — 2, vésicule ombilicale. — 3, 1er arc pharyngien. — 4, bourgeon maxillaire. — 5, 2e arc pharyngien. — 6, commencement des membres antérieurs. — 7, vésicule auditive primitive. — 8, œil. — 9, cœur.

B, vue par la face dorsale pour montrer la fixation du sac allantoïdien dilaté au chorion (d'après une esquisse d'Allen Thomson). — *am*, amnios. — *all*, allantoïde. — *ys*, sac vitellin.

La flexion va en augmentant graduellement, et à la troisième semaine de la gestation, dans des embryons de 4 millimètres, les membres font leur apparition. L'embryon à ce stade (fig. 181), qui est à peu près équivalent à celui d'un Poulet du quatrième jour, ressemble presque sous tous les rapports aux embryons normaux des Amniotes. La flexion crânienne est aussi prononcée que d'ordinaire et la région cérébrale a maintenant complètement la dimension normale. Le corps tout entier s'infléchit bientôt vers la face ventrale et un peu en spirale. Le sac vitellin (*b*) forme un petit appendice sphérique avec un pédoncule long et large, et l'embryon (B) est rattaché à la face interne du chorion par un pédoncule allantoïdien avec un léger renflement (*all*), qui indique probablement la présence d'un petit diverticule hypoblastique à la face interne du chorion.

Une exception remarquable parmi les embryons généralement observés est fournie par un embryon qui a été décrit par Krause (n° 235). Dans cet embryon, qui appartient probablement à la troisième semaine de la gestation, les membres commençaient seulement à être indiqués, et l'embryon était complètement recouvert par un amnios, mais au lieu d'être attaché au chorion par un cordon allantoïdien, il était entièrement libre et portait à son extrémité postérieure une petite allantoïde sphérique en forme de sac très semblable à celle d'un Poulet du quatrième jour.

Krause ne donne pas de détails sur la structure du chorion ou la présence de villosités à sa surface. La présence d'une allantoïde ainsi constituée à ce stade dans un embryon humain est si différente de ce que l'on observe d'ordinaire, que les descriptions de Krause ont été reçues avec beaucoup de scepticisme. His pense même que son embryon est un embryon de Poulet et non un embryon humain, tandis que Kölliker regarde l'allantoïde de

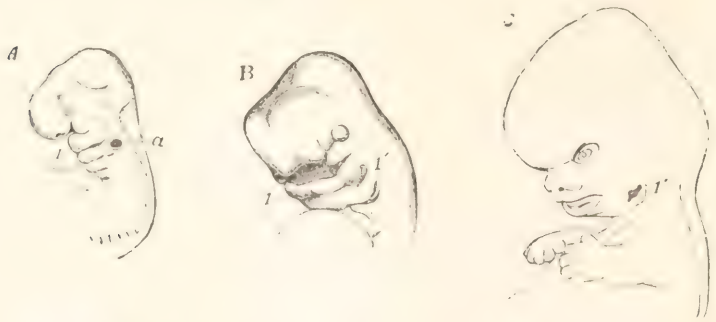


Fig. 182. — Figures montrant les premiers changements de forme de la tête humaine (empruntée à l'*Anatomie* de Quain) (*).

Krause comme une formation pathologique. On verra plus loin la signification qu'il faut attacher à cet embryon.

Une histoire détaillée du développement ultérieur de l'embryon humain

A, tête d'un embryon d'environ quatre semaines (d'après Allen Thomson).
B, tête d'un embryon d'environ six semaines (d'après Ecker).
C, tête d'un embryon d'environ neuf semaines.
1, 1', mandibulaire. — 1', partie persistante de la fente hyomandibulaire. — *a*, vésicule auditive.

ne rentre pas dans le plan de cet ouvrage puisque les derniers changements des membranes embryonnaires ont déjà été traités plus haut (pp. 227-233).

Pour les phénomènes qui ont lieu dans la formation de la face, je renvoie le lecteur à la figure 182.

Le point le plus obscur de l'histoire du premier développement de l'œuf humain est la première formation de l'allantoïde, et la nature des villosités qui couvrent la surface de l'œuf. Les villosités, si elles sont réellement formées de mésoblaste recouvert par l'épiblaste, ont la véritable structure des villosités choriales, et ne peuvent guère être comparées aux premières villosités du Chien qui sont dérivées de la membrane subzonale, et encore moins à celles du Lapin formées par la zona radiata.

A moins que tous les jeunes œufs décrits jusqu'ici ne soient pathologiques, il semble que le mésoblaste du chorion soit formé avant que l'embryon ne soit lui-même constitué d'une manière définie, et même en admettant le caractère pathologique de ces œufs, il est néanmoins probable (en laissant de côté l'embryon de Krause), comme le montrent les jeunes embryons d'Allen Thomson et de His, qu'il est formé avant la fermeture de la gouttière médullaire. Pour expliquer cette difficulté His suppose que l'embryon ne se sépare jamais de la vésicule blastodermique, mais que le pédoncule allantoïdien du plus jeune embryon (fig. 183), représente l'attache permanente qui les réunit (1). Il y a beaucoup à dire à propos de l'opinion de His. Je serais disposé cependant à émettre l'idée que l'aire embryonnaire de Reichert n'est probablement pas au stade à deux feuillets, mais qu'un mésoblaste est déjà constitué et qu'il s'est étendu à la face interne de la vésicule blastodermique à partir de l'extrémité postérieure en apparence de la ligne primitive. Je regarde cette extension comme une *formation précoce du mésoblaste de l'allantoïde*, exagération de la formation précoce du mésoblaste allantoïdien qui est caractéristique du Cochon d'Inde (voy. p. 249). Ce mésoblaste avec l'épiblaste forme un véritable chorion, de sorte que dans la figure 183, et probablement aussi dans la figure 179 A et B, le véritable chorion est déjà constitué. Le pédoncule qui rattache l'embryon au chorion dans le premier embryon de His (fig. 183) est par conséquent un véritable pédoncule allantoïdien dans lequel pénètre à quelque distance le diverticule hypoblastique allantoïdien. Le mode de formation du sac vitellin (vésicule ombilicale) n'est pas clair. Peut-être, comme l'a suggéré His, dérive-t-il de la conversion directe d'une masse solide d'hypoblaste primitif en un sac vitellin. L'amnios se forme probablement comme un repli au-dessus de la tête de l'embryon de la manière indiquée par His dans son diagramme (fig. 183, *Am*).

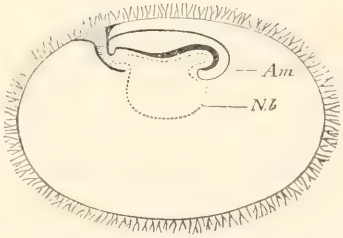


Fig. 183. — Coupe diagrammatique longitudinale de l'œuf auquel appartenait l'embryon représenté dans la figure 100 A (d'après His) (*).

(1) Pour plus de détails sur les vues de His, le lecteur est renvoyé à son mémoire (n° 232), pp. 170-171, et aux diagrammes qu'il contient.

(*) *am*, amnios. — *Nb*, vésicule ombilicale.

Dans ces spéculations nous n'avons pas tenu compte jusqu'ici de l'embryon de Krause. Comment faut-il expliquer cet embryon? Krause soutient que tous les autres embryons qui montrent de très bonne heure un pédoncule allantoïdien sont pathologiques. Quoique non impossible, cette opinion me paraît au moins improbable, surtout si l'on tient compte de ce que des embryons qui paraissent être tout à fait normaux, du même âge, et plus jeunes que celui de Krause, ont été souvent observés et se sont toujours montrés attachés au chorion par un pédoncule allantoïdien.

Nous sommes ainsi réduits provisoirement à supposer ou que l'organe figuré par Krause n'est pas l'allantoïde, ou qu'il est une allantoïde très anormale, peut-être est-il possible que ce soit une vésicule hypoblastique anormalement développée sur l'allantoïde et détachée artificiellement du feuillet mesoblastique, ce dernier ayant, à une époque antérieure, donné naissance au chorion.

Ouvrages généraux.

(168) K. E. von Baer. *Ueb. Entwickluugsgeschichte d. Thiere.* Königsberg, 1828-1837.

(169) Barry. Researches on Embryology, 1e sér. (*Philosophical Transactions*, 1838, 2e part.), 2e sér. (Ibid., 1839, 2e part.), 3e sér. (Ibid. 1840).

(170) Ed. van Beneden. *La maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire d. Mammifères.* Bruxelles, 1875.

(171) Ed. van Beneden. Recherches sur l'embryologie des Mammifères (*Archives de Biologie*, I, 1880).

(172) Ed. v. Beneden et Ch. Julin. Observations sur la maturation, etc., de l'œuf chez les Cheiroptères (*Archives de Biologie*, I, 1880).

(173) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgeschichte d. Säugethiere u. des Menschen* Leipzig, 1842.

(174) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgeschichte des Kaninchenei es.* Braunschweig, 1842.

(175) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgeschichte des Hundeeies.* Braunschweig, 1845.

(176) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens.* Giessen, 1852.

(177) Th. L. W. Bischoff. *Entwicungsgeschklichte des Rehes.* Giessen, 1854.

(178) Th. L. W. Bischoff. Neue Beobachtungen z. Entwicklungsgesch. des Meerschweinchens (*Abh. d. bayr. Akad.* Cl. II, vol. X. 1866).

(179) Th. L. W. Bischoff. *Historisch-kritische Bemerkungen z. d. neuesten Mittheilungen üb. d. erste Entwick. d. Säugethiereier.* München, 1877.

(180) M. Coste. *Embryogénie comparée.* Paris, 1837.

(181) E. Haeckel. *Anthropogénie, Entwicklungsgeschichte des Menschen.* Leipzig, 1874. Trad. franç. *Anthropogénie*, Paris, Reinwald.

(182) V. Hensen. Beobachtungen üb. d. Befrucht. u. Entwick d. Kaninchens u. Meerschweinschens (*Zeit. f. Anat. u. Entwick.*, I, 1876).

(183) A. Kölliker. *Entwicklungsgeschichte d. Menschen u. d. höheren Thiere.* Leipzig, 1879.

(184) A. Kölliker. Die Entwick. d. Keimblatter des Kaninchens (*Zoologischer Anzeiger*, n° 61, 62, III, 1880).

(185) N. Lieberkühn. *Ueber d. Keimblätter d. Säugethiere* (*Doctor-Jubelfeier d. Herrn H. Nasse*). Marburg, 1879.

(186) N. Lieberkühn. Z. Lehre von d. Keimblatter d. Säugethiere (*Sitz. d. Gesell. z. Beförd. d. gesam. Naturwiss. Marburg*, n° 3, 1880).

(187) Kalber. Die erste Entwicklung d. Kaninchens (*Sitzungsber. d. naturfor. Gesell. z. Leipzig*, 1875).

(188) C. B. Reichert. Entwicklung des Meerschweinchens (*Abh. der Berl. Akad.*, 1862).

(189) E. A. Schäfer. Description of a Mammalian ovum in an early condition of development (*Proc. Roy. Soc.*, n° 168, 1876).

(190) E. A. Schaefer. A contribution to the history of development of the Guinea-pig (*Journal of Anat. and Phys.*, X, XI. 1876-1877).

Membranes fœtales et placenta.

(191) John Anderson. *Anatomical and Zoological researches in Western Yunnan.* London, 1878.

(192) K. E. von Baer. *Untersuchungen über die Gefässverbindung zwischen Mutter und Frucht*, 1828.

(193) C. G. Carus. *Tabulæ anatomiam comparativam illustrantes.* 1831, 1840.

(194) H. C. Chapman. The placenta and generative apparatus of the Elephant (*Journ. Acad. Nat. Sc.* Philadelphia, VIII. 1880).

(195) C. Creighton. On the formation of the placenta in the Guinea-pig (*Journal of Anat. and Phys.*, XII. 1878).

(196) Ecker. *Icones Physiologicæ.* 1852-1859.

(197) G. B. Ercolani. *The utricular glands of the uterus*, etc., traduit de l'Italien en anglais sous la direction de H. O. Marcy. Boston, 1880. Contient la traduction de mémoires publiés dans les *Mem. dell' Accad. d. Scienze d. Bologna*, et des observations nouvelles spéciales.

(198) G. B. Ercolani. *Nuove ricerche sull aplacenta nei Pesci cartilaginosi e nei Mammiferi.* Bologna, 1880.

(199) Eschricht. *De organis quæ respirationi et nutritioni fœtus Mammalium inserviunt.* Hafniæ, 1837.

(200) A. H. Garrod and W. Turner. The gravid uterus and placenta of *Hyæmoschus aquaticus* (*Proc. Zool. Soc.* London, 1878).

(201) P. Harting. *Het ei en de placenta van Halicore Dugong. Inaug. diss.* Utrecht. On the ovum and placenta of the Dugong. Abstract by Prof. Turner (*Journal of Anat. and Phys.*, XIII).

(202) Th. H. Huxley. *The Elements of comparative Anatomy.* London, 1864.

(203) A. Kölliker. Ueber die Placenta der Gattung *Tragulus* (*Verh. der Würzb. phys.-med. Gesellschaft*, Bd. X.

(204) C. D. Meigs. On the reproduction of the Opossum (*Didelphis Virginiana*) (*Amer. Phil. Soc. Trans.*, X. 1853).

(205) H. Milne-Edwards. Sur la Classification naturelle (*Ann. Sciences nat.*, 3e sér., I. 1844).

(206) Alph. Milne-Edwards. Recherches sur la famille des Chevrotains (*Ann. des Sciences nat.*, 5e sér., II. 1864).

(207) Alph. Milne-Edwards. Observations sur quelques points de l'embryologie des Lémuriens, etc. (*Ann. Sc. nat.*, 5e sér., XV. 1872).

(208) Alph. Milne-Edwards. Sur la conformation du placenta chez le Tamandua (*Ann. des Sc. nat.*, XV. 1872).

(209) Alph. Milne-Edwards. Recherches sur les enveloppes fœtales du Tatou à neuf bandes (*Ann. Sc. nat.*, 6e sér., VIII. 1878).

(210) R. Owen. On the generation of Marsupial animals, with a description of the impregnated uterus of the Kangaroo (*Phil. Trans.* 1834).

(211) R. Owen. Description of the membranes of the uterine fœtus of the Kangaroo (*Mag. Nat. Hist.*, I. 1837).

(212) R. Owen. On the existence of an Allantois in a fœtal Kangaroo (*Macropus major*) (*Zool. Soc. Proc.*, V. 1837).

(213) R. Owen. Description of the fœtal membranes and placenta of the Elephant (*Phil. Trans.*, 1857).

(214) R. Owen. *On the Anatomy of Vertebrates*, III. London, 1868.

(215) G. Rolleston. Placental structure of the Tenrec, etc. *Transactions of the Zoological Society*, V. 1866.

(216) W. Turner. Observations on the structure of the human placenta (*Journal of Anat. and Phys.*, VII. 1868).

(217) W. Turner. On the placentation of the Cetacea (*Trans. Roy. Soc. Edinb.*, XXVI. 1872).

(218) W. Turner. On the placentation of Sloths (*Cholœpus Hoffmanni*) (*Trans. of Roy. Society of Edinburgh*, XXVII. 1875).

(219) W. Turner. On the placentation of Seals (*Halichœrus grypus*) (*Trans. of R. Society of Edinburgh*, XXVII. 1875).

(220) W. Turner. On the placentation of the Cape Ant-eater (*Orycteropus capensis*) (*Journal of Anat. and Phys.*, X. 1876).

(221) W. Turner. *Lectures on the Anatomy of the Placenta*, 4e sér. Edinburgh, 1876.

(222) W. Turner. Some general observations on the placenta, with special reference to the theory of Evolution (*Journal of Anat. and Phys.*, XI. 1877).

(223) W. Turner. On the placentation of the Lemurs (*Phil. Trans.*, p. 2, CLXVI, 1877).

(224) W. Turner. On the placentation of Apes (*Phil. Trans.*, 1878).

(225) W. Turner. The cotyledonary and diffused placenta of the Mexican deer (*Cervus [illegible]*) (*Journal of Anat. and Phys.*, XIII. 1879).

Embryon humain.

(226) Fried. Ahlfeld. Beschreibung eines sehr kleinen menschlichen Eies (*Archiv f. Gynækologie*, Bd XIII. 1878).

(227) Herm. Beigel und Ludwig Loewe. Beschreibung eines menschlichen Eichens aus der zweiten bis dritten Woche der Schwangerschaft (*Archiv f. Gynækologie*, Bd XII. 1877).

(228) K. Breus. Ueber ein menschliches Ei aus der zweiten Woche der Graviditat (*Wiener medicinische Wochenschrift*, 1877).

(229) M. Coste. *Histoire generale et particulière du développement des corps organiques*. 1847-59.

(230) A. Ecker. *Icones Physiologicæ*. Leipzig, 1851-1859.

(231) V. Hensen. Beitrag z. Morphologie d. Körperform u. d. Gehirns d. menschlichen Embryos (*Archiv f. Anat. u. Phys.*, 1877).

(232) W. His. *Anatomie menschlicher Embryonen*, 1re part. *Embryonen d. ersten Monats*. Leipzig, 1880.

(233) J. Kollmann. Die menschlichen Eier von 6 MM. Grosse (*Archiv f. Anat. und Phys.* 1879).

(234) W. Krause. Ueber d. Allantois d. Menschen (*Archiv f. Anat. und Phys.* 1875).

(235) W. Krause. Ueber zwei frühzeitige menschliche Embryonen (*Zeit. f. wiss. Zool.* XXXV. 1880.

(236) L. Loewe. In Sachen der Eihaute jüngster menschlicher Eier (*Archiv f. Gynækologie*, Bd XIV. 1879).

(237) C. B. Reichert. Beschreibung einer frühzeitigen menschlichen Frucht im blaschenförmigen Bildungszustande (sackförmiger Keim von Baer), nebst vergleichenden Untersuchungen über die bläschenförmigen Früchte der Saugethiere und des Menschen (*Abhandlungen der königl. Akad. d. Wiss. zu Berlin*, 1873).

(238) Allen Thomson. Contributions to the history of the structure of the human ovum and embryo before the third week after conception; with a description of some early ova (*Edinburgh Med. Surg. Journal*, LII. 1839).

CHAPITRE XI

COMPARAISON DE LA FORMATION DES FEUILLETS GERMINATIFS ET DES PREMIERS STADES DU DÉVELOPPEMENT CHEZ LES VERTÉBRÉS.

Bien que les chapitres précédents de ce volume contiennent un exposé assez détaillé des premiers stades du développement des différents groupes des Chordata, il convient cependant de revenir rapidement ici d'une manière comparative sur l'ensemble du sujet.

Dans ce résumé il ne sera question que des points les plus importants et le lecteur est renvoyé pour le détail des processus aux chapitres traitant du développement des groupes en particulier. Les faits à résumer peuvent être rangés sous trois chefs :

1° La formation de la gastrula et la manière d'être du blastopore avec l'origine de l'hypoblaste ;

2° Le mésoblaste et la notochorde ;

3° L'épiblaste.

A la fin du chapitre trouveront place dans un court sommaire les organes dérivés des différents feuillets, avec quelques remarques sur l'accroissement en longueur de l'embryon des Vertébrés et quelques suggestions sur l'origine de l'allantoïde et de l'amnios.

Formation de la gastrula. — Cephalochorda. — L'*Amphioxus* est le type dans lequel les phénomènes du développement sont le moins modifiés par la présence du vitellus nutritif. Dans cette forme la segmentation aboutit à la formation d'une blastosphère uniforme ou à peu près uniforme dont une paroi s'épaissit bientôt et s'invagine pour donner naissance à l'hypoblaste ; la larve prend ainsi la forme d'une gastrula avec cavité archentérique ouverte par un blastopore. Le blastopore se rétrécit rapidement, tandis que l'embryon prend une forme cylindrique allongée dont il occupe l'extrémité postérieure (fig. 184 A). Le blastopore passe ensuite à la face dorsale et, par l'aplatissement de cette face, il se forme une plaque médullaire s'étendant du blastopore à l'extrémité antérieure (fig. 184 B). Après la formation de la gouttière médullaire et sa conversion en un canal, le blastopore s'ouvre dans ce canal et donne naissance à un passage neurentérique conduisant du canal neural dans le tube digestif (fig. 184 C et E). A une période plus avancée, ce canal se ferme et les cavités digestive et neurale deviennent séparées.

Urochorda. — Telle est la simple histoire des feuillets chez l'*Amphioxus*. Dans les types les plus simples d'Ascidiens, la série des phénomènes est presque la même, mais le blastopore prend une position plus nettement dorsale.

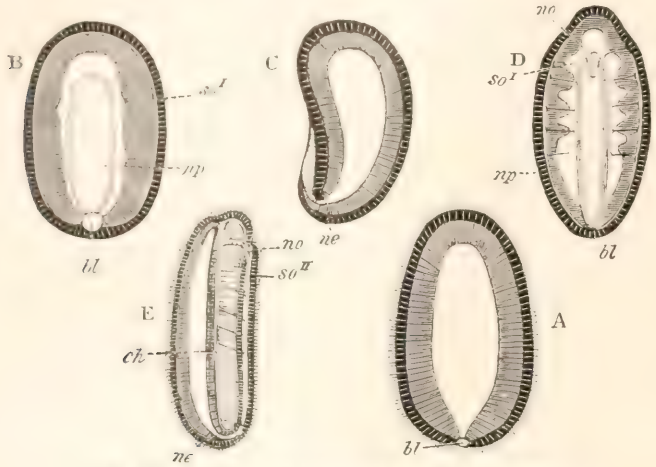


Fig. 184. — Embryons d'*Amphioxus* (d'après Kowalevsky).

Les parties teintées en noir avec lignes blanches sont épiblastiques, les parties ombrées hypoblastiques (*).

Ici encore le blastopore est situé à l'extrémité postérieure de la gouttière médullaire et, à la fermeture de la gouttière, se transforme en un canal neurentérique.

Ichthyopsidiens. — Parmi les véritables Vertébrés les types qui se rapprochent le plus de l'*Amphioxus* sont les Amphibiens, l'Esturgeon et la Lamproie. Les premiers peuvent nous servir de types (quoique la Lamproie soit peut-être plus typique encore) et les fig. 185 A B C D représentent quatre coupes verticales longitudinales, diagrammatiques d'une forme appartenant à ce groupe (*Bombinator*). Le vitellus nutritif est concentré ici dans ce que j'appellerai le pôle inférieur de l'œuf, qui devient la partie ventrale du futur embryon. La partie de l'œuf qui contient la réserve de vitellus nutritif doit, comme il a déjà été expliqué dans le chapitre sur la segmentation (tome I, p. 84), être regardée comme équivalente à une partie des œufs qui ne contiennent pas de vitellus nutritif, fait qu'il faut avoir présent à l'esprit dans tout

(*) A, [illegible] vu en coupe optique.

B, [illegible] après la différenciation de la plaque neurale *np* vu par transparence par la face dorsale.

C, vue de profil d'une larve plus âgée en coupe optique.

D, vue dorsale d'une larve plus âgée avec le canal neurat complètement clos à l'exception d'un [illegible]

E, larve plus âgée vue de profil par transparence. — *bl*, blastopore (qui en B devient le canal neurentérique). — *ne*, canal neurentérique. — *np*, plaque neurale ou médullaire. — *no*, orifice antérieur [illegible] sont les mesoblastiques.

essai de comparaison de la formation des feuillets chez les Vertébrés. On peut poser comme une loi générale qui se maintient chez tous les Vertébrés, que dans les œufs où la distribution du vitellus nutritif n'est pas uniforme, la dimension des cellules qui résultent de la segmentation est proportionnelle à la quantité des matériaux nutritifs qu'elles

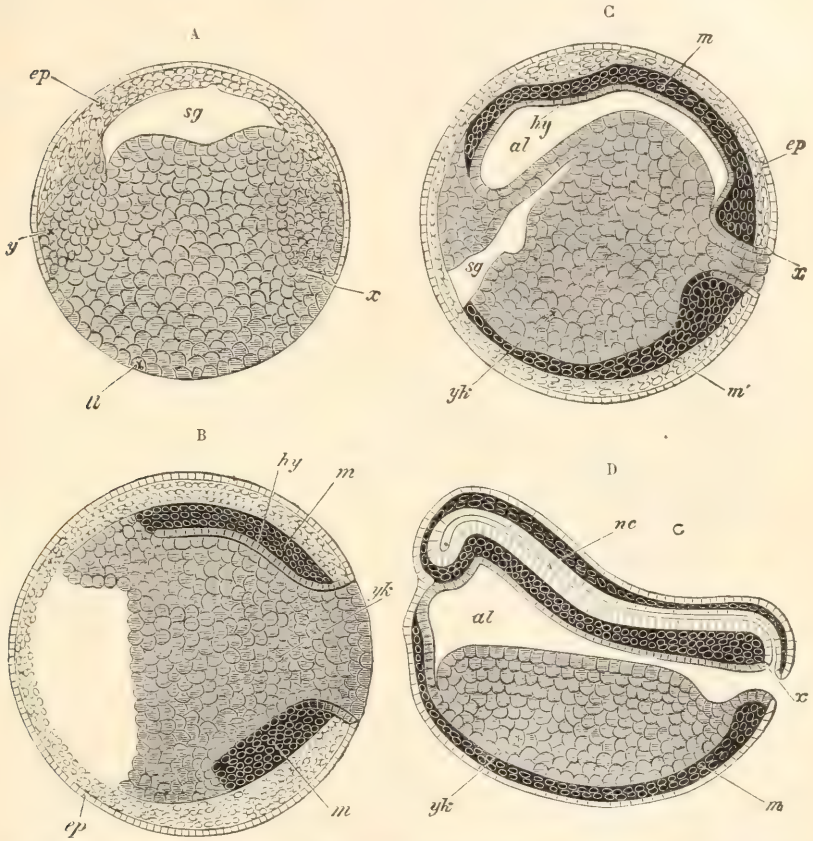


Fig. 185. — Coupes diagrammatiques longitudinales de l'embryon de *Bombinator* à deux stades pour montrer la formation des feuillets germinatifs (modifié d'après Götte) (*).

contiennent. Il résulte de cette loi que même à la fin de la segmentation les cellules de l'œuf des Amphibiens sont de dimensions inégales. On peut les diviser grossièrement en deux catégories : les cellules plus petites du pôle supérieur, et les cellules plus grosses du pôle inférieur (fig. 185 A). La cavité de segmentation (*sg*) est située entre les deux sortes de cellules, mais asymétriquement placée près du pôle

(*) *ep*, épiblaste. — *m*, mésoblaste dorsal. — *m'*, mésoblaste ventral. — *ly*, hypoblaste. — *yk*, vitellus. — *x*, point de continuité de l'épiblaste et de l'hypoblaste à la lèvre dorsale du blastopore. — *al*, mésenétron. — *sg*, cavité de segmentation.

supérieur de l'œuf à cause de l'abondance des gros segments vitellins du côté ventral. L'inégalité des cellules à la fin de la segmentation chez les Amphibiens contraste avec ce qui a lieu chez l'*Amphioxus*. Les cellules supérieures sont principalement destinées à former l'épiblaste, et les cellules inférieures l'hypoblaste et le mésoblaste.

Le premier changement qui a lieu dans la suite est une invagination dont les premières traces peuvent s'observer dans la figure 182 A. L'invagination n'est pas cependant aussi simple que chez l'*Amphioxus* : par suite du fait de la présence du vitellus nutritif, c'est un mélange d'invagination par épibolie et par embolie.

Au point marqué *x* dans la figure 185 A, qui correspond à la future extrémité postérieure de l'embryon et est situé sur la ligne équatoriale marquant le point de jonction des grosses et des petites cellules, s'effectue une invagination normale qui donne naissance seulement à l'hypoblaste de la paroi dorsale de la cavité digestive et à une partie du mésoblaste dorsal. Le feuillet invaginé s'enfonce à partir du point *x* sous ce qui va devenir le côté dorsal de l'embryon, et entre lui et les cellules vitellines sous-jacentes, il se constitue un espace en forme de fente (fig. 185 B et C). Cet espace est le mésentéron. Il est mieux représenté encore dans la figure 186 qui montre le processus d'invagination chez la Lamproie. Le point *x* de la figure 185 où l'épiblaste, le mésoblaste et l'hypoblaste sont en continuité est homologue à la lèvre dorsale du blastopore de l'*Amphioxus*. Dans le cours de l'invagination la cavité de segmentation s'oblitère comme chez l'*Amphioxus*.

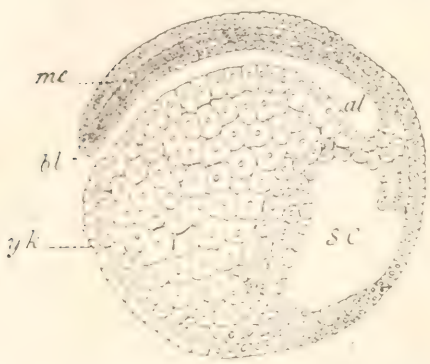


Fig. 186. — Coupe longitudinale verticale d'un embryon de *Petromyzon Planeri* de 136 heures (*).

Pendant que l'invagination s'est effectuée, les cellules épiblastiques se sont simplement étendues d'une manière épibolique autour du vitellus, et au stade représenté dans la figure 185 C et D, la surface libre du vitellus a considérablement diminué, et il s'est ainsi constitué un blastopore évident. Sur la ligne d'extension une couche de cellules mésoblastiques (*m'*) continue sur les côtés avec la couche mésoblastique invaginée s'est différenciée aux dépens des petites cellules (fig. 185 A) intermédiaires aux cellules épiblastiques et au vitellus.

Il résulte de la nature de ce processus d'invagination que le mésen-

[illegible] — [illegible] cavité digestive — *bl*, blastopore — *sc*, cavité [illegible]

téron ne possède d'abord une paroi épithéliale que sur son côté dorsal, la paroi ventrale étant formée de cellules vitellines (fig. 185). A une période plus avancée quelques-unes des cellules vitellines se transforment en les cellules épithéliales de la paroi ventrale, tandis que les autres sont enfermées dans la cavité digestive et servent de nourriture. Toutes les cellules vitellines, après la séparation du mésoblaste, font cependant morphologiquement partie de l'hypoblaste.

La destinée finale du blastopore est à peu près la même que chez l'*Amphioxus*. Il se rétrécit peu à peu et les cellules vitellines qui le bouchent d'abord disparaissent (fig. 185 C et D). La gouttière neurale qui se forme à la face dorsale de l'embryon se continue en avant à partir du point *x* de la figure 185 C. Après la conversion de cette gouttière en un canal, le canal s'ouvre librement en arrière dans le blastopore. Ainsi est atteinte une condition dans laquelle le blastopore s'ouvre encore à l'extérieur et aussi dans le canal neural (fig. 185 D). A un stade plus avancé (fig. 187) l'orifice externe du blastopore est fermé par la réunion, en arrière de lui, des replis médullaires, mais la communication persiste entre les canaux neural et digestif. Il y a entre la Grenouille et l'*Amphioxus* une petite différence dans les relations du canal neural et du blastopore. Dans l'un et l'autre type, les replis médullaires l'embrassent et se rejoignent en arrière de lui, de sorte qu'il vient à être situé à l'extrémité postérieure de la gouttière médullaire. Chez l'*Amphioxus* la fermeture des replis médullaires commence en arrière, de sorte que l'orifice externe du blastopore est fermé dès le commencement de la formation du canal médullaire; mais chez la Grenouille, la fermeture des replis médullaires commence en avant et procède vers l'arrière, d'où il résulte que l'oblitération de l'orifice externe du blastopore est un événement tardif dans la formation du canal médullaire.

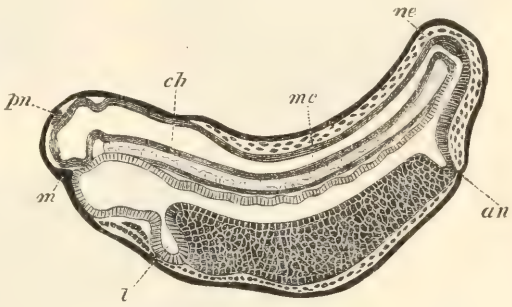


Fig. 187. — Coupe longitudinale d'un embryon avancé de *Bombinator* (d'après Götte) (*).

L'anus se forme (fig. 187) un peu en avant du blastopore et il se constitue ainsi un intestin postanal continu avec le canal neurentérique. L'intestin postanal et le canal neurentérique finissent par disparaître l'un et l'autre.

(*) *m*, bouche. — *an*, anus. — *l*, foie. — *ne*, canal neurentérique. — *mc*, canal médullaire. — *ch*, notochorde. — *pn*, glande pinéale.

Les deux autres types que nous avons classés à côté des Amphibiens, c'est-à-dire la Lamproie et l'Esturgeon, y ressemblent assez pour ne pas exiger de mention spéciale : mais il est à noter que dans ces deux types, l'œuf contient relativement plus de vitellus nutritif que celui des Amphibiens qui vient d'être décrit, d'où il résulte entre autres

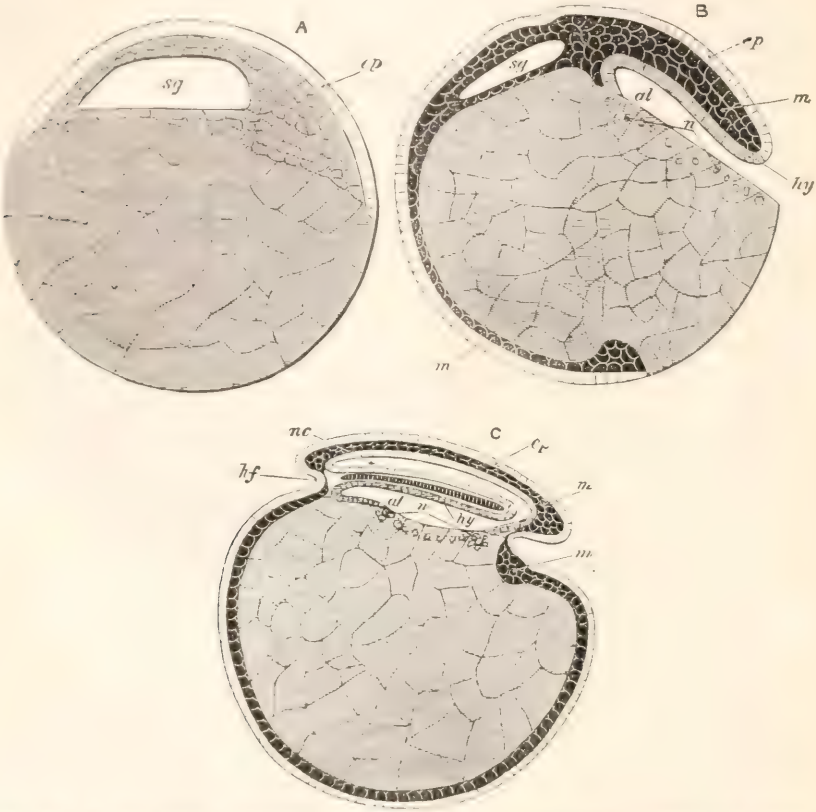


Fig. 155. — Trois coupes diagrammatiques longitudinales d'un type idéal d'embryon de Vertébré intermédiaire par le mode de formation de ses feuillets entre les Amphibiens ou la Lamproie et les Élasmobranches (*).

choses que les cellules du feuillet profond s'étendent sur les côtés de la cavité de segmentation et prennent part à la formation de son toit.

Le premier type à considérer ensuite est celui des Élasmobranches, le vitellus dans l'œuf de ces animaux est extrêmement abondant, et la segmentation est en conséquence partielle. A première vue les différences entre leur développement et celui des Amphibiens paraissent

(*) *sg*, cavité de segmentation. — *ep*, epiblaste. — *m*, mésoblaste. — *hy*, hypoblaste. — *nc*, canal neural. — *cr*, [illegible]. — *n*, noyaux du vitellus.

être très considérables. Pour combler l'intervalle qui les sépare, j'ai tracé trois coupes diagrammatiques longitudinales d'une forme idéale intermédiaire, qui diffère cependant surtout des Élasmobranches par la moins grande abondance du vitellus nutritif; et j'espère qu'à l'aide des figures il sera évident que les différences entre les Amphibiens et les Élasmobranches sont insignifiantes. La figure 189 représente trois coupes longitudinales diagrammatiques d'embryons d'Élasmobranches, et la

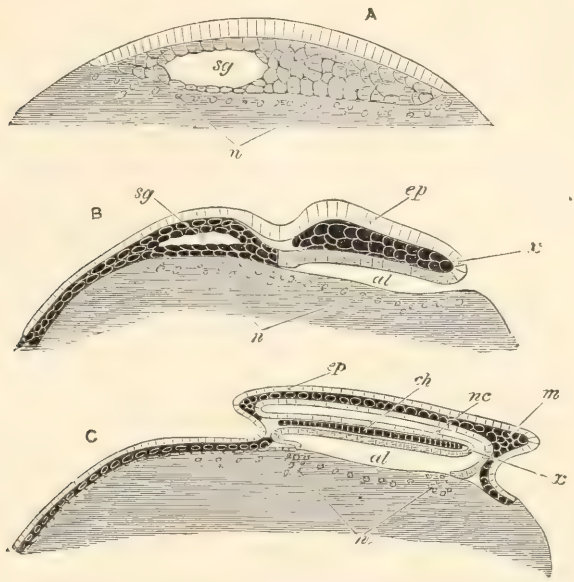


Fig. 189. — Coupes diagrammatiques longitudinales d'un embryon d'Élasmobranche.

Les éléments de l'épiblaste sont représentés en blanc, ceux du mésoblaste en noir avec contours blancs ; ceux de l'hypoblaste et les cellules du feuillet profond sont simplement ombrés (*).

figure 188, trois coupes longitudinales de la forme idéale intermédiaire. Ces diagrammes correspondent avec les diagrammes des Amphibiens déjà décrits (fig. 185). Au premier stade figuré il existe dans toutes ces formes une cavité de segmentation (*sg*) située non au centre, mais près de la surface de l'œuf. Le toit de cette cavité est mince, étant composé,

(*) *ep*, épiblaste. — *m*, mésoblaste. — *al*, cavité digestive. — *sg*, cavité de segmentation. — *nc*, canal neural. — *ch*, notochorde. — *x*, point où l'épiblaste et l'hypoblaste sont en continuité à l'extrémité postérieure de l'embryon. — *n*, noyaux du vitellus.

A, coupe (hypoblaste primitif) d'un jeune blastoderme, avec cavité de segmentation entourée par les cellules du feuillet profond.

B, blastoderme plus âgé avec l'embryon dans lequel l'hypoblaste et le mésoblaste sont distinctement formés et dans lequel la fente digestive a fait son apparition. La cavité de segmentation est représentée comme encore présente quoiqu'à ce stade elle ait en réalité disparu.

C, blastoderme plus âgé; le canal neural de l'embryon est formé et communique en arrière avec le tube digestif. La notochorde, quoique ombrée comme le mésoblaste, appartient en réalité à l'hypoblaste.

chez l'embryon des Amphibiens, d'épiblaste seulement et, chez celui des Elasmobranches, d'épiblaste et de *cellules du feuillet profond*. Le plancher de la cavité est formé par le vitellus, qui constitue la plus grande masse de l'embryon. Chez les Amphibiens le vitellus est segmenté. Chez les Élasmobranches, il y a d'abord une couche de cellules hypoblastiques primitives qui sépare la cavité de segmentation du vitellus proprement dit; celle-ci cependant disparaît bientôt, et un vitellus non segmenté avec *noyaux libres* tient la place du vitellus segmenté des Amphibiens. Les petites cellules des côtés de la cavité de segmentation chez les Amphibiens correspondent exactement en fonction et en position aux cellules du feuillet profond du blastoderme des Élasmobranches.

Les relations du vitellus avec le blastoderme chez l'embryon des Elasmobranches à ce stade du développement s'accordent bien avec son homologie avec les cellules vitellines des embryons d'Amphibiens; la seule différence essentielle entre les deux embryons consiste en ce que le toit de la cavité de segmentation est formé chez l'embryon des Élasmobranches des cellules du feuillet profond, qui n'existent pas chez l'embryon des Amphibiens. Cette différence dépend sans doute de la quantité plus grande du vitellus dans l'œuf des Elasmobranches, et une distribution semblable des cellules du feuillet profond s'observe chez l'Esturgeon et la Lamproie.

Au stade suivant pour les Élasmobranches (fig. 188 et 189 B) et pour les Amphibiens (fig. 185 C), ou mieux encore pour la Lamproie (fig. 186), la ressemblance entre les trois types est encore très grande. Sur un petit arc (*x*) du bord du blastoderme, l'épiblaste et l'hypoblaste sont en continuité tandis que partout ailleurs l'épiblaste accompagné par les cellules du feuillet profond s'étend autour du vitellus ou des grosses cellules qui lui correspondent. Les cellules vitellines de l'embryon des Amphibiens forment une masse relativement petite et sont par conséquent rapidement enveloppées, tandis que dans le cas de l'embryon des Élasmobranches, la masse beaucoup plus considérable du vitellus fait que le même processus exige une longue période. La portion du blastoderme où l'épiblaste et l'hypoblaste sont continus forme la lèvre dorsale d'un orifice, le blastopore, qui conduit dans la cavité digestive. Cette cavité a les mêmes relations dans les trois cas, elle est tapissée du côté dorsal par des cellules du feuillet profond et du côté ventral par des cellules vitellines, ou ce qui correspond à des cellules vitellines, une grande partie de l'épithélium ventral du tube digestif dérivant dans les deux cas du vitellus. Chez les Amphibiens cet épithélium est formé directement par les cellules existantes, tandis que chez les Élasmobranches il dérive des cellules formées autour des noyaux du vitellus.

A ce stade comme au stade précédent, les rapports anatomiques du vitellus avec le blastoderme dans un cas (Élasmobranches) sont pres-

que identiques avec ceux des cellules vitellines et du blastoderme dans l'autre (Amphibiens). Les traits principaux dans lesquels diffèrent les deux embryons au stade considéré tiennent à la même cause que le point de différence unique du stade précédent.

Chez les Amphibiens la cavité digestive se forme en même temps qu'une véritable invagination de cellules au point où l'épiblaste et l'hypoblaste sont en continuité, et la paroi dorsale du tube digestif est formée par cette invagination. La même invagination détermine l'oblitération de la cavité de segmentation.

Chez les Élasmobranches, à cause probablement de la plus grande abondance des cellules du feuillet profond, les cellules hypoblastiques primitives se disposent dans leur position définitive pendant la segmentation, et il ne reste pas de place pour une véritable invagination; au lieu d'invagination il se forme simplement un vide entre le blastoderme et le vitellus. L'homologie de cet espace avec la cavité d'invagination primitive est néanmoins prouvée par la persistance d'une série de caractères de l'état ancestral où il existait une véritable invagination. Parmi les plus importants de ces caractères sont les suivants : la continuité de l'épiblaste et de l'hypoblaste à la lèvre dorsale du blastopore; la conversion continue des cellules hypoblastiques primitives en hypoblaste permanent qui s'étend graduellement en dedans vers la cavité de segmentation, et représente exactement l'invagination par laquelle la paroi dorsale de la cavité digestive est formée chez les Amphibiens; enfin l'oblitération de la cavité de segmentation pendant la période de pseudo-invagination.

Au stade suivant il apparaît entre les deux types des différences plus importantes qu'aux stades précédents, quoique les points de ressemblance prédominent encore.

Les figures 185 D et 187 C représentent des coupes longitudinales d'embryons après la fermeture du canal médullaire. Le canal neurentérique est constitué; et en avant et en arrière l'épithélium de la paroi ventrale du mésentéron a commencé à se former. Le mésoblaste est représenté comme ayant pénétré entre le canal médullaire et l'épiblaste sus-jacent.

L'embryon des Elasmobranches à ce stade diffère sur deux points de l'embryon correspondant des Amphibiens : à la formation du canal neurentérique, il n'y a pas de passage libre conduisant de l'extérieur dans le mésentéron comme chez les Amphibiens (fig. 185 C), et le sac vitellin n'est pas entièrement entouré par l'épiblaste, et par conséquent une partie du blastopore est encore ouverte.

La différence entre les Amphibiens et les Elasmobranches sur le premier de ces points est due à ce que chez les Elasmobranches, comme chez l'*Amphioxus*, le canal neural se ferme d'abord en arrière, et en même temps qu'il se ferme les parties latérales des lèvres du

blastopore, qui sont en continuité avec les replis médullaires, se rejoignent et ferment la partie postérieure de la cavité digestive.

Le second point est de quelque importance pour la compréhension des relations de la formation des feuillets chez les Vertébrés amniotes et non amniotes. Le vitellus des Élasmobranches à cause de ses dimensions considérables n'est pas entièrement entouré par l'épiblaste au moment de la formation du canal neurentérique ; en d'autres termes une portion dorsale peu étendue du blastopore est fermée à la formation du canal neurentérique. La portion ventrale restante ne se ferme que plus tard. Elle se ferme suivant une ligne commençant à l'extrémité postérieure de l'embryon et se dirigeant en apparence en arrière. Quoique, comme cette partie doit se replier pour former la paroi ventrale de l'embryon, sa fermeture se dirige en réalité en avant, il résulte cependant du processus que l'embryon cesse d'être situé au bord du blastoderme et que, situé à quelque distance de ce bord, il y est rattaché par une bandelette linéaire représentant les lèvres soudées du blastopore. Ce processus est représenté d'une manière diagrammatique dans la figure 190 B, et tel qu'il s'effectue réellement dans la figure 37, p. 61. La fermeture du blastopore chez les Elasmobranches est entièrement différente de ce qui a lieu chez les Amphibiens où le blastopore persiste sous la forme d'un orifice circulaire qui se rétrécit peu à peu jusqu'à ce qu'il soit complètement fermé par les replis médullaires (fig. 190 A).

Après la formation du canal neurentérique, le corps de l'embryon d'Élasmobranche se sépare peu à peu du vitellus qui, à cause de sa grande dimension, forme un vaste sac suspendu au côté ventral du corps. La partie de la somatopleure qui s'étend au-dessus de lui doit être regardée comme une portion modifiée de la paroi ventrale du corps. La splanchnopleure l'enveloppe également, de sorte que, au point de vue morphologique, le vitellus est situé dans le mésentéron.

Les Téléostéens, quant à la première formation des feuillets, ressemblent dans tous les caractères essentiels aux Élasmobranches, mais le canal neurentérique ne paraît pas se développer (?) par suite de l'oblitération du canal neural ; et le toit de la cavité de segmentation est formé d'épiblaste seulement.

Dans les pages précédentes, j'ai essayé de montrer que les Amphibiens, l'Esturgeon, la Lamproie, les Élasmobranches et les Téléostéens se ressemblent intimement dans le mode de formation de la gastrula.

La gastrula asymétrique ou pseudo-gastrula qui leur est commune à tous doit, je crois, s'expliquer par la forme du corps des Vertébrés. Chez l'*Amphioxus* où la petite quantité de vitellus présent est distribuée d'une manière uniforme, il n'y a pas de raison pour que l'invagination et la gastrula qui en résulte ne soient pas symétriques.

Chez les véritables Vertébrés où il existe une plus grande quantité de vitellus nutritif, la forme et la structure du corps exigent que le vitellus nutritif soit accumulé sur le côté ventral du tube digestif. C'est ce fait qui détermine l'asymétrie de la Gastrula, puisqu'il n'est pas possible à la partie de l'œuf qui deviendra la paroi ventrale du tube digestif, et qui est chargée de vitellus nutritif, de s'invaginer de la même manière que la paroi dorsale.

Sauropsidiens. — La comparaison des différents types d'Ichthyop-

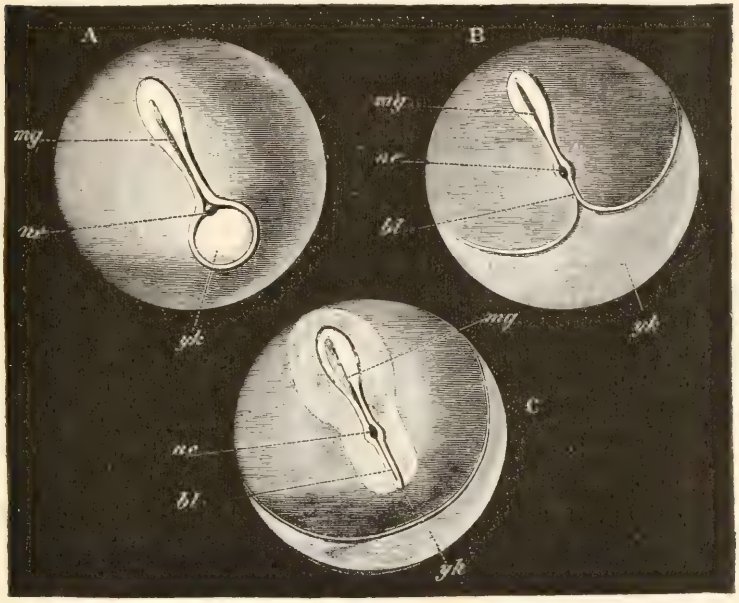


Fig. 190. — Diagrammes montrant la position du blastopore et les relations de l'embryon et du vitellus dans différents œufs méroblastiques de Vertébrés (*).

sidiens est très simple, mais la comparaison des Sauropsidiens avec les Ichthyopsidiens est chose beaucoup plus difficile. Chez tous les Sauropsidiens, il y a une grande quantité de vitellus nutritif et la segmentation ressemblant beaucoup à celle des Élasmobranches, on pourrait supposer que la ressemblance continuerait dans la suite du développement. Il est cependant loin d'en être ainsi. La plaque médullaire, au lieu d'être située au bord du blastoderme, est située au centre, et sa formation est précédée par celle d'un organe particulier, la ligne primitive, qui, après la formation de la plaque médullaire, se

(*) A, type de la Grenouille. — B, type des Elasmobranches. — C, Vertébrés amniotes.
mg, plaque médullaire. — *nc*, canal neurentérique. — *bl*. portion du blastopore adjacente au canal neurentérique. En B, cette partie du blastopore est formée par les bords du blastoderme réunis en une bande linéaire en arrière de l'embryon ; en C elle constitue la ligne primitive. — *yk*, portion du vitellus non recouverte par le blastoderme.

montre située à l'extrémité postérieure de celle-ci et la relie au bord du blastoderme.

La possibilité d'une comparaison entre les Sauropsidiens et les Élasmobranches dépend de la possibilité d'une explication de la position de l'embryon près du centre du blastoderme et de la nature de la ligne primitive.

Les réponses à ces deux questions sont, dans mon opinion, intimement liées ensemble.

Je pense que les embryons des Sauropsidiens sont venus à occuper dans le blastoderme une position centrale par l'abréviation d'un processus semblable à celui par lequel, chez les Élasmobranches, l'embryon s'éloigne du bord du blastoderme ; et que la ligne primitive représente la bandelette linéaire qui rattache l'embryon d'Élasmobranche au bord du blastoderme après qu'il a quitté sa position périphérique ordinaire, et la véritable partie neurentérique du blastopore des Élasmobranches.

Cette opinion sur la nature de la ligne primitive qui est représentée d'une manière diagrammatique dans la figure 190 sera rendue plus claire par un court résumé des premiers phénomènes du développement chez les Sauropsidiens.

Après la segmentation, le blastoderme se divise comme chez les Elasmobranches en deux couches. Il est douteux qu'il y ait aucun véritable représentant de la cavité de segmentation. Le premier organe qui apparaisse dans le blastoderme est une bandelette linéaire située à l'extrémité postérieure du blastoderme et appelée la ligne primitive (fig. 190 C, *bl* et 191 *pr*). A l'extrémité antérieure de la ligne primitive, l'épiblaste et l'hypoblaste sont en continuité exactement comme à la lèvre dorsale du blastopore des Élasmobranches. En arrière de ce point est une bandelette de mésoblaste et d'épiblaste confondus au côté inférieur de laquelle est plus ou moins nettement attachée une couche linéaire mince d'hypoblaste.

Une autre formation mieux développée chez les Lacertiens ap-

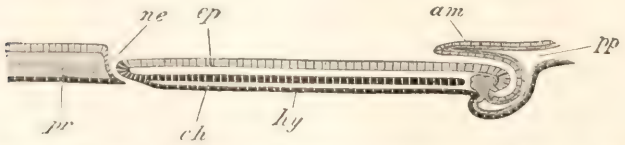


Fig. 191. — Coupe diagrammatique longitudinale d'un embryon de *Lacerta* (*).

paraît sous la forme d'un orifice circulaire perforant le blastoderme à l'extrémité antérieure de la ligne primitive (fig. 191, *ne*). Ce canal est

(*) [illegible] amnios. — *ne*, canal neurentérique. — *ch*, notochorde. — *hy*, hypoblaste. — *ep*, épiblaste. — *pr*, ligne primitive. Dans la ligne primitive tous les feuillets sont en partie confondus.

limité en avant par la couche de cellules qui forment la continuation de l'épiblaste et de l'hypoblaste.

Au stade suivant la plaque médullaire se forme en avant de la ligne primitive (fig. 190C), et les replis médullaires se continuent en arrière de façon à entourer l'orifice supérieur du canal qui traverse le blastoderme. Après la fermeture du canal médullaire (fig. 192), ce passage fait communiquer le canal médullaire avec la cavité digestive, c'est par conséquent le canal neurentérique ; il se forme également un intestin post-anal. La dernière partie de cette description s'applique particulièrement au Lézard ; mais chez les Chéloniens et la plupart des Oiseaux, il se développe des rudiments distincts du canal neurentérique (voy. p. 153 et 154).

Dans l'hypothèse que les embryons des Sauropsidiens sont venus à occuper leur position centrale par une abréviation d'un processus analogue à la fermeture linéaire du blastopore, en arrière de l'embryon des Élasmobranches, toutes les apparences qui viennent d'être décrites reçoivent une explication satisfaisante. Le passage situé à l'extrémité antérieure de la ligne primitive est la partie dorsale du blastopore qui, chez les Élasmobranches, se transforme en le canal neurentérique. Le reste de la ligne primitive représente sous une forme rudimentaire la bandelette linéaire des Élasmobranches formée par la coalescence des bords du blastoderme qui rattache l'extrémité postérieure de l'embryon au blastopore encore ouvert. Que, à des stades plus

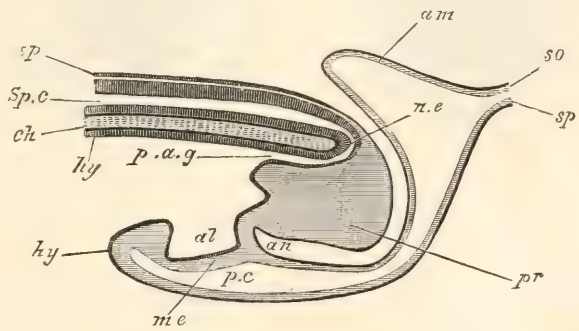


Fig. 192. — Coupe longitudinale diagrammatique de l'extrémité postérieure d'un embryon d'Oiseau au moment de la formation de l'allantoïde (*).

avancés, la ligne primitive ne se continue pas jusqu'au bord du blastoderme comme chez les Élasmobranches (1), cela est dû à ce que

(1) La continuation de la ligne primitive jusqu'au bord de l'aire opaque a été observée

(*) *ep*, épiblaste. — *Sp.c*, canal neural. — *ch*, notochorde. — *n.e*, canal neurentérique. — *hy*, hypoblaste. — *p.a.g*, intestin postanal. — *pr*. restes de la ligne primitive repliés sur le côté ventral. — *al*, allantoïde. — *me*, mésoblaste. — *an*, point où se formera l'anus. — *p.c*, cavité périviscérale. — *am*, amnios. — *so*, somatopleure. — *sp*, splanchnopleure.

c'est un organe rudimentaire. La fusion plus ou moins complète des feuillets dans la ligne primitive doit s'expliquer simplement parce que cet organe représente les bords coalescents du blastopore, et la formation en ce point du mésoblaste est probablement un reste d'une invagination dorsale primitive du mésoblaste et de l'hypoblaste, comme chez la Grenouille.

Le revêtement final du vitellus chez les Sauropsidiens a lieu au pôle du sac vitellin opposé à l'embryon, de sorte que le blastopore est formé de trois parties : le canal neurentérique, la ligne primitive située en arrière de lui, et le blastopore du pôle du sac vitellin opposé à l'embryon.

Mammifères. — Les caractères du développement des Mammifères placentaires reçoivent leur explication la plus satisfaisante dans l'hypothèse que leurs ancêtres possédaient un œuf à gros vitellus comme celui des Sauropsidiens. Il est à supposer que le vitellus a cessé de se développer lorsque s'est établie une nutrition aux dépens de la mère dans l'utérus.

Dans cette hypothèse, tous les phénomènes du développement

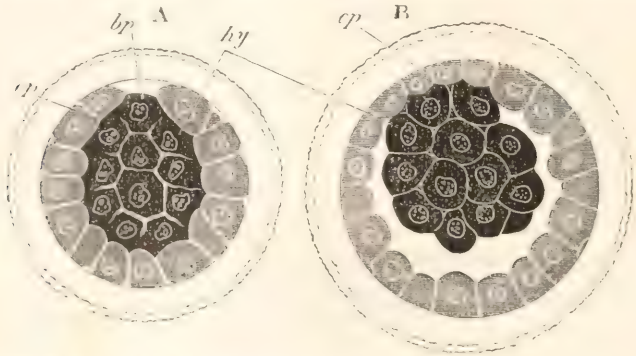


Fig. 146. — Œufs de Lapin à deux stades immédiatement après la fécondation, vus en coupe optique (d'après E. Van Beneden) (*).

après la formation de la vésicule blastodermique reçoivent une explication satisfaisante.

La vésicule blastodermique tout entière à l'exception de l'aire embryonnaire représente le sac vitellin, et l'extension de l'hypoblaste puis du mésoblaste à la face interne de sa paroi représente les phénomènes correspondants des Sauropsidiens. Comme chez les Sauropsi-

dans des cas anormaux par Bohm et Whitman (Whitman. A rare form of the blastoderm of the Chick, and its bearings on the question of the formation of the Vertebrate embryo (*Quart. Journ. of micr. science*, XXIII, 1883 (*Trad.*).

(*) [illegible] — [illegible] hypoblaste primitif. — L'hypoblaste et [illegible]

diens, le sac vitellin se sépare de l'embryon par un étranglement, et son pédoncule splanchnopleurique s'ouvre dans l'iléon de la manière ordinaire.

Dans la formation de l'embryon aux dépens de l'aire embryonnaire, les phénomènes qui distinguent les Sauropsidiens des Ichthyopsidiens se répètent. L'embryon est situé au centre de l'aire embryonnaire ; et avant qu'il se forme il apparaît une ligne primitive d'où provient la plus grande partie du mésoblaste. L'hypoblaste et l'épiblaste sont en continuité à l'extrémité antérieure de la ligne primitive, bien que l'on n'ait pas encore trouvé de blastopore neurentérique perforé.

Tous ces caractères sauropsidiens sont si évidents qu'il n'est pas nécessaire d'y insister. La preuve embryonnaire de l'origine commune des Mammifères et des Sauropsidiens, tant en ce qui concerne la formation des feuillets que des membranes embryonnaires, est aussi évidente que possible. La seule difficulté dans le premier développement des Mammifères est présentée par la gastrula épibolique et la formation de la vésicule blastodermique (fig. 193 et 194). La segmentation complète est sans aucun doute une conséquence directe de la réduction du vitellus nutritif, mais l'extension des cellules épiblastiques autour de l'hypoblaste et le revêtement final de ce dernier que j'ai décrit comme donnant naissance à une gastrula épibolique ne s'expliquent pas si aisément.

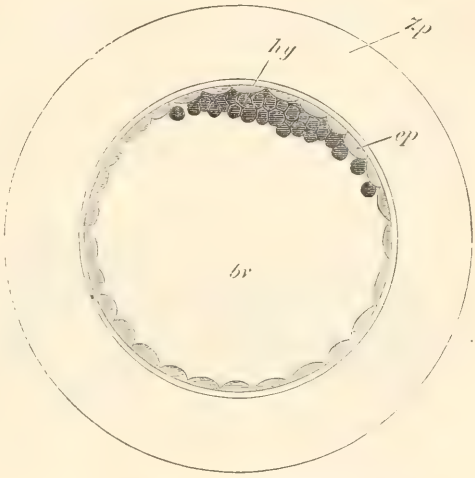


Fig. 194. — Œuf de Lapin de 70 à 90 heures après la fécondation (d'après E. van Beneden) (*).

On aurait pu supposer que ce processus était équivalent à l'extension du blastoderme autour du vitellus chez les Sauropsidiens, mais alors le blastopore devrait être situé au pôle de l'œuf opposé à l'aire embryonnaire, tandis que, d'après Van Beneden, l'aire embryonnaire correspond approximativement au blastopore.

Van Beneden regarde le blastopore des Mammifères comme équivalent à celui des Amphibiens, mais si l'opinion adoptée plus haut à

(*) *bv*, cavité de la vésicule blastodermique (sac vitellin). — *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste primitif. — *Zp*, enveloppe muqueuse (zone pellucide).

propos de la ligne primitive doit être conservée, il faut abandonner l'opinion de Van Beneden. Aucune explication phylogénétique satisfaisante de la gastrula épibolique des Mammifères n'a, à mon avis, été proposée jusqu'ici.

La formation de la vésicule blastodermique pourrait peut-être s'expliquer par l'hypothèse que chez les Proto-Mammifères le sac vitellin était vaste et que ses vaisseaux sanguins tenaient la place du placenta des formes supérieures. Dans cette hypothèse une réduction de dimension de l'*œuf ovarien* pourrait aisément s'être effectuée alors que la présence d'un *vaste sac vitellin* était encore nécessaire pour fournir une surface de contact avec l'utérus.

Formation du mésoblaste et de la notochorde.

Amphioxus. — Le mésoblaste apparaît chez l'*Amphioxus* comme dans plusieurs types primitifs non vertébrés sous la forme d'une paire de diverticules latéraux détachés de l'archentéron (fig. 195). Leur for-

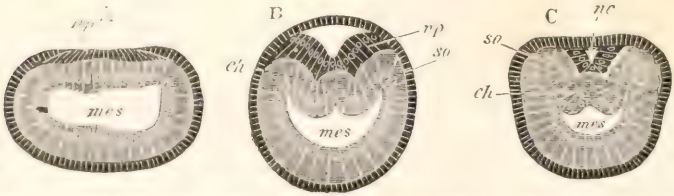


Fig. 195. — Coupes de l'embryon de l'*Amphioxus* à trois stades (d'après Kowalevsky) (*).

mation commence à l'extrémité antérieure du corps et de là se poursuit en arrière ; chaque diverticule contient un prolongement de la cavité de l'archentéron. Après leur séparation de l'archentéron, les parties dorsales de ces diverticules sont divisées par des cloisons transversales en somites successifs dont les cavités finissent par disparaître tandis que les parois sont transformées principalement en les plaques musculaires, mais aussi en le tissu qui entoure la notochorde et qui correspond au tissu vertébral des Chordata supérieurs.

La partie ventrale de chaque diverticule, qui se prolonge de façon à rencontrer sa congénère sur la ligne médiane ventrale, ne se divise pas en somites, mais contient une cavité continue, qui devient la cavité générale de l'adulte. La lame interne de cette partie forme

(*) A, stade gastrula.
B, coupe d'un embryon un peu plus jeune que celui représenté dans la figure 184 D.
C, coupe de la partie antérieure d'un embryon au stade représenté dans la figure 184 E.
[illegible] canal neural. — [illegible], archenteron en A et B, mesenteron en C. — [illegible] somite mésoblastique.

le mésoblaste splanchnique et la lame externe le mésoblaste somatique.

La notochorde semble presque se développer comme un troisième diverticule médian et dorsal de l'archentéron (fig. 195, *ch*). Tout au moins elle se développe comme un repli central de la paroi de cette cavité qui se détache peu à peu d'avant en arrière.

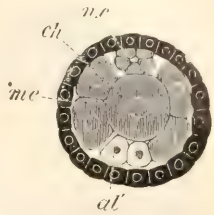


Fig. 196. — Coupe optique transversale de la queue d'un embryon de *Phallusia mamillata* (d'après Kowalevsky) (*).

Urochorda. — Chez les Ascidies simples, ce processus subit une légère modification qui est principalement due à une simplification générale de l'organisation et à la non-continuation de la notochorde dans le tronc.

Toute la paroi dorsale de la partie postérieure de l'archentéron se transforme en la notochorde (fig. 196, *ch*), et les parois latérales en le mésoblaste (*me*), de sorte que la lumière originelle de la partie postérieure de l'archentéron cesse d'être limitée par des cellules hypoblastiques et disparaît comme telle. Une partie de la paroi ventrale persiste comme un cordon cellulaire solide (*al'*). La partie antérieure de l'archentéron en avant de la notochorde entre tout entière dans la formation de la cavité digestive permanente.

La dérivation du mésoblaste des parois latérales de la partie postérieure de l'archentéron est évidemment comparable au processus analogue de l'*Amphioxus*.

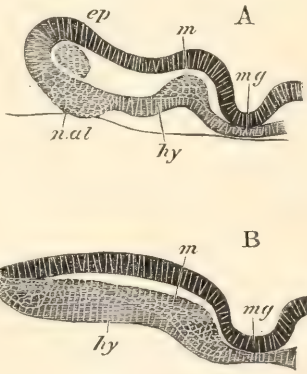


Fig. 197, — Deux coupes transversales d'un embryon du même âge que celui de la figure 22 (**).

Vertébrés. — En passant de l'*Amphioxus* aux Vertébrés véritables nous ne trouvons plus aucune forme dans laquelle des diverticules de la cavité digestive primitive donnent naissance au mésoblaste.

Il y a raison de penser que le type présenté par les Élasmobranches dans la formation du mésoblaste est aussi primitif que celui de tout autre groupe. Dans ce groupe le mésoblaste se forme presque en même temps que l'hypoblaste de la paroi dorsale du mésentéron, sous la forme de deux lames

(*) Cette coupe est pratiquée sur un embryon du même âge que celui représenté dans la figure 8 IV. — *ch*, notochorde. — *n.c*, canal neural. — *me*, mésoblaste. — *al'*, hypoblaste de la queue.

(**) A, coupe dans la région antérieure. — B, coupe dans la région postérieure.

mg, sillon médullaire. — *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste. — *n.al*, cellules formées autour des noyaux du vitellus qui ont pénétré dans l'hypoblaste. — *m*, mésoblaste. Ces coupes montrent l'origine du mésoblaste.

latérales, une de chaque côté de la ligne médiane (fig. 197, *m*). Ces deux lames sont d'abord des masses solides et leur différenciation commence en avant pour se continuer vers l'arrière. Après leur formation la notochorde naît de la portion axiale de l'hypoblaste (qui n'avait aucune part dans l'origine des plaques mésoblastiques) sous la forme d'un épaississement solide (fig. 198, *ch'*) qui s'en sépare comme une tige circulaire. La différenciation, comme celle des plaques mésoblastiques, commence en avant. Les plaques mésoblastiques se clivent ensuite dans toute leur longueur en deux lames séparées par une cavité (fig. 199). Les parties dorsales des plaques se divisent par des partitions transversales en somites, et les somites avec les cavités qu'ils contiennent se séparent ensuite des parties plus ventrales des plaques (fig. 200, *mp*). Dans les somites les cavités finissent par s'oblitérer, et sur leur côté interne des plaques de tissus se séparent pour constituer les corps vertébraux (fig. 200, *Vr*), tandis que les parties externes, consistant en deux lames contenant les restes de la cavité originelle, forment les plaques musculaires (*mp*).

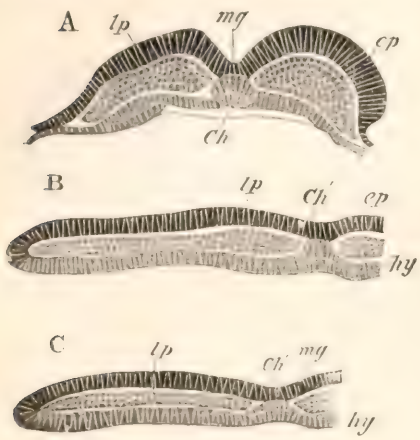


Fig. 198. — Trois coupes d'un embryon de *Pristiurus* un peu plus avancé que celui représenté dans la figure 34 B (*).

La portion ventrale indivise donne naissance au mésoblaste général somatique et splanchnique (fig. 200), et la cavité qui sépare ces deux lames constitue la cavité générale. Les moitiés originellement séparées de la cavité générale finissent par se rejoindre et s'unir sur la ligne médiane ventrale dans la plus grande partie du corps, quoique dans la queue elles restent distinctes et soient finalement oblitérées. Du côté dorsal elles sont séparées par le mésentère. Aux dépens du mésoblaste, au point d'union des parties dorsales et ventrales des plaques primitives, se forme le système uro-génital.

Il semble probable que ce mode d'origine du mésoblaste et de la notochorde doit être regardé comme une modification de ce qui s'observe chez l'*Amphioxus* d'après les considérations suivantes :

En premier lieu, le mésoblaste se sépare de l'hypoblaste non en

(*) Les coupes sont destinées à montrer le mode de développement de la notochorde. — *Ch.* notochorde. — *Ch'*, notochorde en voie de développement. — *mg*, sillon médullaire. — *lp*, pli par lequel le mésoblaste se sépare de l'hypoblaste. — *hy*, hypoblaste.

une seule masse, mais comme une paire de masses distinctes comparables aux diverticules pairs de l'*Amphioxus;* secondement, la cavité générale, lorsqu'elle apparaît dans le mésoblaste, *ne se forme pas comme une cavité unique, mais comme une paire de cavités, une pour chaque plaque de mésoblaste;* et ces cavités restent distinctes d'une manière permanente dans certaines parties du corps et ne s'unissent nulle part qu'à une période relativement avancée. Troisièmement la cavité générale

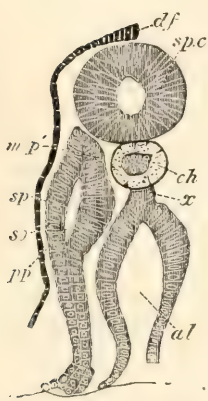


Fig 199. — Coupe transversale de la région caudale d'un embryon de *Pristiurus* du même âge que celui représenté dans la figure 34 E (*).

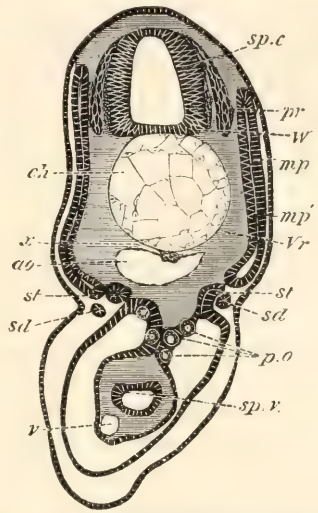


Fig. 200. — Coupe du tronc d'un embryon de *Scyllium* un peu plus jeune que celui représenté dans la figure 34 F (**).

primitive de l'embryon n'est pas limitée à la région dans laquelle existe la cavité générale de l'adulte, *mais s'étend jusqu'au sommet des plaques musculaires*, séparant d'abord les parties qui se confondent complètement chez l'adulte pour former les grands muscles latéraux du corps.

Il est difficile de comprendre comment la cavité générale pourrait ainsi s'étendre dans les plaques musculaires en supposant qu'elle représente un clivage primitif du mésoblaste entre la paroi de l'intestin et

(*) *df*, nageoire dorsale. — *sp.c*, cordon médullaire. — *pp*, cavité générale. — *sp*, lame splanchnique du mésoblaste. — *so*, lame somatique du mésoblaste. — *mp*, commencement de la différenciation des muscles. — *ch*, notochorde. — *x*, tige subnotochordale naissant comme une différenciation de la paroi dorsale de la cavité digestive. — *al*, cavité digestive.

(**) *sp.c*, canal médullaire. — *W*, substance blanche de l'axe nerveux. — *pr*, racines postérieures des nerfs. — *ch*, notochorde. — *x*, tige subnotochordale. — *ao*, aorte. — *mp*, plaque musculaire. — *mp'*, couche interne de la plaque musculaire, déjà convertie en muscles. — *Vr*, rudiment du corps vertébral. — *st*, tube segmentaire. — *sp.v*, valvule spirale. — *v*, veine sous-intestinale. — *sd*, canal segmentaire. — *p.o*, cellules génitales primitives.

la paroi du corps ; mais son extension dans cette partie est tout à fait intelligible dans l'hypothèse qu'elle représente les cavités de deux diverticules du tube digestif, des parois musculaires desquels le système des muscles volontaires est dérivé ; et il est à remarquer que la dérivation d'une partie du système musculaire de ce qui paraît être du mésoblaste splanchnique s'explique aisément dans cette hypothèse, mais non pas, à ce qu'il me paraît, dans toute autre hypothèse.

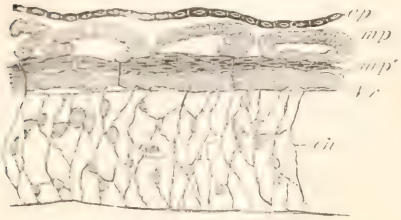


Fig. 264. — Coupe horizontale du tronc d'un embryon de *Scyllium* beaucoup plus jeune que celui représenté dans la figure 34 F (*).

Tels sont les principaux caractères généraux présentés par le mésoblaste chez les Élasmobranches, qui viennent à l'appui de l'opinion qu'il a été formé originellement par les parois des diverticules digestifs. Au contraire, les faits que les plaques mésoblastiques sont d'abord solides et que par conséquent la cavité générale ne communique jamais avec la cavité digestive sont contraires à cette opinion. Ces points, étant donné ce que nous connaissons des modifications embryologiques, ne peuvent pas être regardés comme de grandes difficultés dans mon hypothèse. Nous avons un grand nombre d'exemples d'organes qui, quoiqu'apparaissant dans la plupart des cas comme des involutions, se forment néanmoins dans quelques cas comme des enfoncements solides. Des exemples de ce genre sont fournis par la vésicule optique, la vésicule auditive, et probablement aussi par le système nerveux central des Poissons osseux. Chez la plupart des Vertébrés, ces organes se forment comme des involutions creuses de l'extérieur, mais chez les Poissons osseux comme des involutions solides dans lesquelles une cavité s'établit d'une manière secondaire.

Nous sommes fondés à admettre que, chez tous les Vertébrés, les plaques mésoblastiques de chaque côté de la notochorde apparaissent indépendamment comme chez les Élasmobranches et que la notochorde dérive de l'hypoblaste axial, mais il y a quelque difficulté à appliquer cette description générale à tous les cas particuliers. Chez les Amphibiens, les Ganoïdes et la Lamproie où l'hypoblaste dorsal se forme, comme chez l'*Amphioxus*, par un processus d'invagination, le mésoblaste dorsal doit aussi son origine à cette invagination, en ce que la couche invaginée indifférente se divise en hypoblaste et méso-

* La coupe passe au niveau de la notochorde et montre les plaques musculaires se séparant des cellules qui forment les corps des vertèbres.

ch, notochorde. — *ep*, épiblaste. — *Vr*, rudiment de corps vertébral. — *mp*, plaque musculaire. — *mp'*, portion de plaque musculaire déjà différenciée en muscles longitudinaux.

blaste. Dans ces formes, la lame mésoblastique, lorsqu'elle se sépare de l'hypoblaste, n'est certainement pas continue sous la ligne médiane chez la Lamproie (Calberla) et le Triton (Scott et Osborn), et il est douteux qu'elle le soit dans les autres types. Le mésoblaste apparaît en réalité, comme chez les Élasmobranches, en deux plaques indépendantes. Le fait que ces plaques dérivent d'une couche invaginée ne peut être regardé que comme un rapprochement du type primitif observé chez l'*Amphioxus*.

Chez la Lamproie et le Triton, toute la plaque axiale de l'hypoblaste dorsal se sépare du reste de l'hypoblaste pour former la notochorde ; ce mode d'origine de la notochorde ressemble beaucoup plus à celui de l'*Amphioxus* que des Élasmobranches.

Chez les Téléostéens, il y a des raisons de penser que le processus de formation du mésoblaste s'accorde avec ce qui a été décrit comme typique chez les Ichthyopsidiens, mais quelques points sont encore entourés d'obscurité.

Laissant les Ichthyopsidiens, nous pouvons maintenant considérer les Sauropsidiens et les Mammifères. Dans ces deux types, il est évident qu'une partie du mésoblaste se forme *in situ* en même temps que l'hypoblaste, aux dépens des couches inférieures des sphères de segmentation. Ce mésoblaste fait défaut dans la partie antérieure de l'aire pellucide, et après la formation de la ligne primitive (blastopore), il en naît un prolongement de mésoblaste comme chez les Amphibiens, etc. De cette région le mésoblaste s'étend en une lame continue sur les côtés et la partie postérieure du blastoderme. Dans la région de l'embryon, la manière exacte dont il se comporte n'a pas été dans certains cas déterminée d'une manière satisfaisante. Nous avons des raisons pour penser qu'il apparaît comme deux lames *non réunies*

Fig. 202. — Coupe transversale d'un embryon de Lapin de 8 jours (*).

sur la ligne axiale chez les Lacertiens (fig. 134) et les Mammifères (fig. 202), et cela est vrai jusqu'à un certain point pour les Oiseaux (voy. p. 148). Chez les Lacertiens (fig. 203) et chez les Mammifères, l'hypoblaste axial se transforme tout entier en la notochorde qui à l'extrémité postérieure du corps se continue avec l'épiblaste à la lèvre dorsale du blastopore ; tandis que chez les Oiseaux la notochorde se forme par un processus très semblable (fig. 204, *ch*).

Ces processus de formation du mésoblaste s'expliquent aisément

(*) *ep*, épiblaste — *me*, mésoblaste. — *hy*, hypoblaste. — *mg*, gouttière médullaire.

pour la plupart par une comparaison avec les types inférieurs. La provenance du mésoblaste des côtés de la ligne primitive est un rudiment de l'invagination dorsale de l'hypoblaste et du mésoblaste observée chez les Amphibiens ; et l'origine épiblastique en apparence

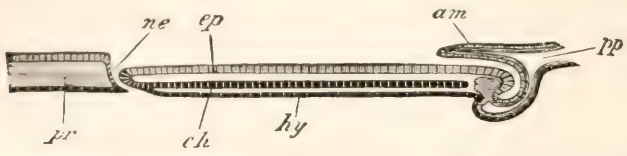


Fig. 203. — Coupe diagrammatique longitudinale d'un embryon de Lézard pour montrer les relations du canal mésentérique (*ne*) et de la ligne primitive (*pr*) (*).

du mésoblaste à la ligne primitive ne doit pas être considérée comme une preuve de l'origine épiblastique réelle du mésoblaste, plus que la continuité de l'épiblaste avec l'hypoblaste et le mésoblaste invaginés aux lèvres du blastopore de la Grenouille, d'une dérivation épiblastique de ces feuillets dans ce type.

La division du mésoblaste en deux plaques selon la ligne dorsale de l'embryon et la formation de la notochorde par l'hypoblaste axial se comprennent sans autre explication. L'apparition d'une partie du mésoblaste avant la formation de la ligne primitive est un phénomène de même nature que la différenciation de l'hypoblaste et du mésoblaste sans invagination chez les Élasmobranches.

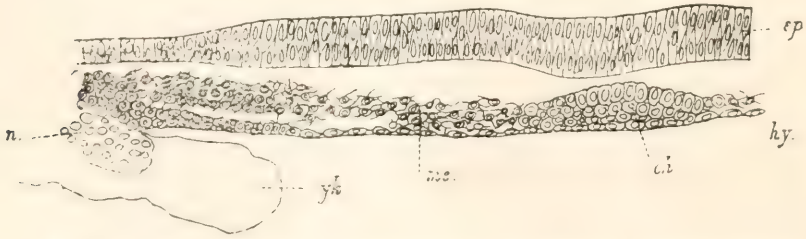


Fig. 204. — Coupe transversale de la région embryonnaire du blastoderme du Poulet au moment de la formation de la notochorde, mais avant l'apparition du sillon médullaire (**).

Chez les Sauropsidiens, une partie du mésoblaste de l'aire vasculaire paraît se former *in situ* aux dépens de la muraille germinative par un processus de formation cellulaire semblable à celui qui a lieu dans le vitellus adjacent au blastoderme chez les Élasmobranches et les Téléostéens. Le mésoblaste ainsi formé doit être comparé à celui qui

* *pr*, cavité générale. — *am*, amnios. — *ne*, canal neurentérique. — *ch*, notochorde. — *hy*, hypoblaste. — *ep*, épiblaste de la plaque médullaire. — *pr*, ligne primitive. Dans la ligne primitive tous les feuillets sont en partie confondus.

** *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste. — *ch*, notochorde. — *me*, mésoblaste. — *n*, noyaux vitellins de la muraille germinative *yk*.

apparaît sur le côté ventral de l'embryon de la Grenouille par une différenciation directe des cellules vitellines.

Ce qui a été dit pour les Élasmobranches, sur la destinée générale du mésoblaste, est approximativement vrai pour toutes les autres formes.

Épiblaste.

L'épiblaste dans un grand nombre de Chordata se montre d'abord constitué par une rangée unique de cellules plus ou moins columnaires. Comme l'épiderme en lequel il doit se transformer est constitué par deux couches plus ou moins distinctes chez tous les Chordata, excepté l'*Amphioxus* et les Ascidiens, la rangée primitive de cellules épiblastiques, lorsqu'elle est unique, se divise nécessairement dans le cours du développement en deux couches.

Dans quelques-uns des Vertébrés, les Amphibiens anoures, les Téléostéens, l'Esturgeon et le Lépidostée, l'épiblaste est dès l'origine formé de deux couches distinctes. La couche supérieure, constituée par une seule rangée de cellules, est appelée la lame épidermique, et la couche inférieure formée de plusieurs rangées, la lame nerveuse. Dans ces cas les deux lames originelles de l'épiblaste sont équivalentes à celles qui apparaissent à une période plus avancée dans les autres formes. Ainsi les Vertébrés peuvent se diviser en deux groupes suivant l'état primitif de leur épiblaste : un groupe nombreux avec une seule couche de cellules à l'origine et un groupe moins nombreux avec deux couches.

Si facile qu'il soit de déterminer les parties équivalentes de l'épiderme dans ces deux groupes, c'est encore une question ouverte de savoir dans lequel des deux l'épiblaste conserve sa condition primitive.

Quoiqu'il ne soit pas aisé d'apporter des preuves concluantes d'un côté ou de l'autre, la balance des arguments me paraît pencher nettement en faveur de l'opinion qui regarde l'état de l'épiblaste dans le groupe le plus nombreux comme primitif, et sa condition dans le groupe le plus petit comme secondaire et due à un report de la différenciation de l'épiblaste à une période très précoce du développement. En faveur de cette opinion, on peut faire valoir :

1° Le fait que la condition simple persiste chez l'*Amphioxus* pendant toute la vie;

2° La corrélation, chez les Amphibiens et les autres formes appartenant à ce groupe, d'une fossette auditive close et de la division précoce de l'épiblaste en deux lames; comme il n'est pas douteux que la fossette auditive était ouverte à l'origine d'une manière permanente, une condition de l'épiblaste qui l'empêche d'avoir jamais un orifice externe doit nécessairement être secondaire ;

3° Il paraît plus facile d'admettre qu'un caractère génétique particulier soit acquis à une période antérieure du développement, que de supposer qu'un caractère aussi important qu'une distinction entre deux lames primitives se soit absolument perdu à une période précoce pour réapparaître ensuite à des stades plus avancés.

Le fait que l'épiblaste du canal neural est divisé comme le reste du feuillet en lames nerveuse et épidermique ne peut pas, je crois, servir d'argument en faveur de l'opinion contraire à celle soutenue ici. Il semble probable que le canal central du système nerveux est apparu phylogénétiquement comme une involution de l'extérieur, et que l'épiderme qui le tapisse n'est qu'une partie de l'épiderme originel qui a conservé sa structure primitive en une couche unique, mais se distingue naturellement des formations nerveuses adjacentes.

Là où l'épiblaste se divise de bonne heure en deux lames, la lame nerveuse est toujours celle qui est active et prend la principale part à la formation de tous les organes dérivés de ce feuillet.

Formation du système nerveux central. — Chez tous les Chordata, une bande axiale de l'épiblaste dorsal étendue depuis la lèvre du blastopore jusqu'à l'extrémité antérieure de la tête et appelée la plaque médullaire se sépare du reste du feuillet pour former l'axe nerveux central.

Selon la manière dont ce phénomène s'effectue on peut distinguer trois types. Chez l'*Amphioxus* la bande axiale se détache d'abord de l'épiblaste adjacent dont les côtés se rejoignent ensuite et forment au-dessus

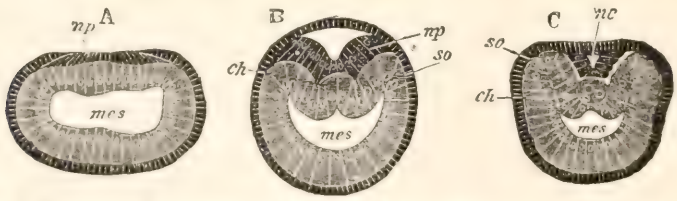


Fig. 205. — Coupes de l'embryon de l'*Amphioxus* à trois stades (d'après Kowalevsky) (*).

d'elle une couche continue (fig. 205 A et B, *np*). Les côtés de la plaque médullaire qui est ainsi séparée de la surface se recourbent et se rejoignent de façon à transformer la plaque en un canal (fig. 205 C, *nc*). Dans le second type qui est le type ordinaire, les côtés de la plaque médullaire se replient et se rejoignent de façon à former un canal avant que la plaque se sépare de l'épiblaste externe.

Le troisième type est caractéristique du Lépidostée, des Téléostéens

(*) A, stade gastrula.
B, coupe d'un embryon un peu plus jeune que celui représenté dans la figure 184 D.
C, coupe de la partie antérieure d'un embryon au stade représenté dans la figure 184 E.
np, plaque neurale. — *nc*, canal neural. — *mes*, archentéron en A et B, mésentéron en C. — *ch*, notochorde. — *so*, somite mésoblastique.

et de la Lamproie. Ici la plaque axiale se rétrécit de telle sorte qu'elle fait saillie sous forme de carène vers la face ventrale (fig. 206, *Mc*). Cette carène se sépare ensuite du reste de l'épiderme et un canal central se développe plus tard dans son intérieur. Calberla et Scott soutiennent que la lame épidermique du tégument s'enfonce dans cette carène, chez la Lamproie, et Calberla soutient la même opinion pour les Téléostéens (fig. 39) ; mais de nouvelles observations à ce sujet sont nécessaires. Chez les Téléostéens une dépression très peu apparente qui suit l'axe de la carène est la seule indication de la gouttière médullaire des autres formes.

Chez l'*Amphioxus* (fig. 195), les Tuniciers, la Lamproie (?), les Elasmobranches (fig. 197), les Urodèles et les Mammifères (fig. 202), l'épiblaste de la plaque médullaire n'est formé que d'une seule rangée de cellules, lorsque la formation du système nerveux central commence,

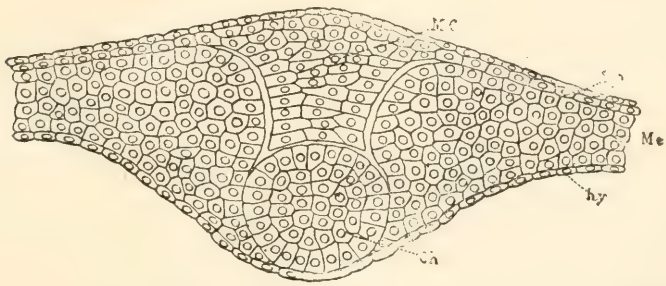


Fig. 206. — Coupe d'un embryon de Lépidostée au cinquième jour après la fécondation (*).

mais, excepté chez l'*Amphioxus* et les Tuniciers, il devient épais de plusieurs rangées de cellules avant que le phénomène ne soit achevé. Dans d'autres types l'épiblaste est épais de plusieurs rangées de cellules même avant la différenciation de la plaque médullaire. Chez les Anoures, la lame nerveuse de l'épiderme s'épaissit seule dans la formation du système nerveux central (fig. 79), et après la formation du canal médullaire, la lame épidermique se confond pendant quelque temps avec la lame nerveuse ; mais il n'est guère douteux qu'elle ne redevienne distincte lors de la formation subséquente de l'épithélium du canal nerveux central.

Il semble presque certain que la formation du système nerveux central aux dépens d'un épaississement en carène de l'épiderme est un mode dérivé et secondaire ; et que le reploiement de la plaque médullaire en un canal est le processus primitif. Outre sa plus grande fréquence, ce dernier mode de formation du système nerveux central se

(*) *Mc*, cordon médullaire. — *Ep*, épiblaste. — *Me*, mésoblaste. — *hy*, hypoblaste. — *Ch* notochorde.

reconnaît comme le type primitif par le fait qu'il explique la présence du canal central du système nerveux ; tandis que l'existence de ce canal ne peut guère s'expliquer dans l'hypothèse que le système nerveux central s'est originellement développé comme un épaississement en carène de l'épiblaste.

Il est à remarquer que la plaque médullaire primitive montre rarement des particularités indiquant qu'elle soit formée de deux moitiés symétriques. Des indications de ce genre se rencontrent cependant chez les Amphibiens (fig. 207 et 79) ; et comme à l'état adulte l'axe nerveux se montre formé de deux cordons unis presque aussi distinctement que la chaîne nerveuse centrale d'un grand nombre de Chétopodes, il est très possible que la structure de la plaque médullaire des Amphibiens soit plus primitive que celle des autres types (1).

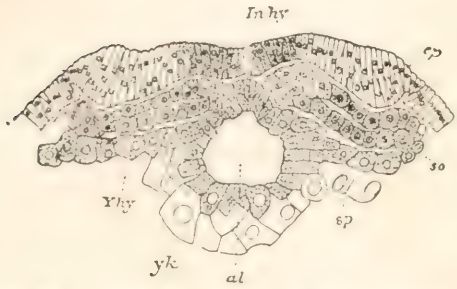


Fig. 207. — Coupe transversale de la région céphalique d'un jeune embryon de Triton (d'après Scott et Osborn) (*).

Formation des organes des sens spéciaux. — Les parties les plus importantes des organes de l'odorat, de la vue et de l'audition sont dérivées de l'épiblaste, et l'opinion a été émise que la fossette olfactive, les vésicules optiques et la fossette auditive dérivent d'une plaque des sens spéciaux continue d'abord avec la plaque médullaire. A mon avis, cette opinion ne peut pas être soutenue.

Chez les formes où l'épiblaste est de bonne heure divisé en lames nerveuse et épidermique, la première lame s'invagine seule pour former la fossette auditive et le cristallin, dont les orifices externes ne se développent jamais ; elle prend aussi la part principale à la formation de la fossette olfactive.

(1) On trouve un parallèle à la plaque médullaire impaire de la plupart des Chordata dans la chaîne ventrale embryologiquement impaire de la plupart des Géphyriens et de quelques Crustacés. Dans ces formes, il n'est guère douteux que la chaîne ventrale soit dérivée de la fusion de deux cordons indépendants, de sorte que ce n'est pas une hypothèse très improbable de supposer qu'il puisse en être de même chez les Chordata.

* *In.hy*, hypoblaste invaginé dont la partie dorsale formera la notochorde. — *ep*, épiblaste de la plaque neurale. — *sp*, splanchnopleure. — *al*, tube digestif. — *yk* et *Yhy*, cellules vitellines.

Sommaire des organes les plus importants dérivés des trois feuillets germinatifs.

L'**épiblaste** donne principalement naissance à deux parties très importantes de l'organisme, le système nerveux central et l'épiderme.

C'est de l'épiblaste invaginé du tube nerveux que toute la substance grise et la substance blanche du cerveau et du cordon médullaire paraissent se développer, les cellules columnaires simples de l'épiblaste étant directement transformées en les cellules nerveuses multipolaires caractéristiques. Tout le système nerveux sympathique et les éléments nerveux périphériques du corps, y compris les nerfs spinaux et crâniens et les ganglions, sont d'origine épiblastique.

L'épithélium (cilié chez les jeunes animaux) qui tapisse le canal central du cordon médullaire, en même temps celui qui tapisse les ventricules du cerveau, est le reste non différencié de l'épiblaste primitif.

L'épiblaste forme également l'épiderme, mais non le derme qui est d'origine mésoblastique. La surface d'union de l'épiblaste et du mésoblaste coïncide avec celle de l'épiderme et du derme. C'est aux dépens de l'épiblaste que se forment tous les organes tégumentaires, ou parties d'organes de nature épidermique.

En outre, l'épiblaste joue un rôle important dans la formation des organes des sens spéciaux.

D'après leur mode de formation, ces organes peuvent être divisés en deux groupes. Dans le premier se rangent les organes où l'expansion sensorielle est dérivée de l'épiblaste invaginé du canal médullaire. A cette classe appartient la rétine comprenant l'épithélium pigmenté de la choroïde qui se forme aux dépens de la vésicule optique originelle, formée elle-même comme un bourgeon du cerveau antérieur.

A la seconde classe appartiennent les expansions épithéliales du labyrinthe membraneux de l'oreille, et la cavité du nez, qui sont formés par une involution de l'épiblaste superficiel de l'embryon. Ces organes n'ont par conséquent pas de connexion primitive avec le cerveau. Les bulbes gustatifs et autres organes nerveux terminaux tels que ceux de la ligne latérale des poissons sont aussi des organes formés aux dépens de l'épiblaste externe.

Outre ces organes, le cristallin est formé d'épiblaste invaginé, aussi bien que la cavité buccale, l'anus et les glandes qui en dérivent. Le corps pituitaire est aussi d'origine épiblastique.

De l'**hypoblaste** dérivent l'épithélium du tube digestif, l'épithélium de la trachée, des bronches et des vésicules pulmonaires, l'épithélium cylindrique des canaux du foie, du pancréas, du corps thyroïde et des autres glandes du tube digestif aussi bien que les cellules hépatiques qui constituent le parenchyme du foie développé aux dépens de cylin-

dres hypoblastiques formés autour des diverticules hépatiques primaires.

Les cellules sécrétantes sphéroïdales du pancréas et des autres glandes du tube digestif sont probablement homologues aux cellules hépatiques et également d'origine hypoblastique. L'épithélium des glandes salivaires, malgré leur si grande ressemblance avec le pancréas, est probablement d'origine épiblastique, puisque la cavité buccale tout entière est tapissée par l'épiblaste.

L'hypoblaste revêt également l'allantoïde. A ces parties, il faut ajouter la notochorde et la tige subnotochordale.

Le mésoblaste forme toutes les autres parties du corps. Les muscles, les os, le tissu conjonctif et les vaisseaux, artères, veines, capillaires et lymphatiques avec leurs épithéliums propres, sont entièrement formés aux dépens de ce feuillet.

Les organes génitaux et urinaires sont entièrement dérivés du mésoblaste. Il est digne de remarque que l'épithélium des glandes urinaires, quoique ressemblant à l'épithélium hypoblastique du tube digestif, est incontestablement mésoblastique.

Du mésoblaste dérivent enfin tous les éléments musculaires, conjonctifs et vasculaires, tant du tube digestif et de ses appendices que de la peau et des organes tégumentaires. Comme ce n'est que la partie épidermique de ceux-ci qui dérive de l'épiblaste, de même ce n'est que l'épithélium des premiers qui provient de l'hypoblaste.

Accroissement en longueur de l'embryon des Vertébrés.

Pour la formation et l'accroissement en longueur du corps de l'embryon des Vertébrés, deux opinions différentes ont été émises ; pour leur explication nous prendrons l'embryon des Élasmobranches comme type. Une de ces opinions, soutenue généralement par les embryologistes et adoptée dans les pages précédentes, est que l'embryon des Élasmobranches provient d'une différenciation du bord du blastoderme, qui à partir du bord s'étend à quelque distance dans une direction centripète. Cette partie différenciée est supposée contenir en elle-même les rudiments de l'embryon tout entier, à l'exception du sac vitellin ; et son extrémité postérieure au bord du blastoderme est regardée comme correspondant à l'extrémité postérieure du corps de l'adulte. L'accroissement en longueur s'effectue par un processus d'intussusception, et jusqu'à ce que les somites aient atteint leur nombre complet, il s'effectue, comme chez les Chétopodes, par l'addition continuelle de nouveaux somites, entre le dernier formé et l'extrémité postérieure du corps.

Une seconde opinion un peu paradoxale a été récemment émise par His et Rauber. Cette opinion a été reprise depuis par un grand nombre d'embryologistes et a conduit à de singulières comparaisons entre la formation des plaques mésoblastiques des Chétopodes et les replis médullaires des Vertébrés. D'après cette opinion, l'embryon s'allonge par la coalescence des deux moitiés du bord épaissi du blastoderme, sur la ligne médiane dorsale. La

gouttière qui sépare ces bords épaissis est la gouttière médullaire qui s'allonge par la coalescence continue de nouvelles portions du bord du blastoderme.

Voici la manière dont His expose lui-même son opinion : « J'ai montré que l'embryon des Poissons osseux s'allonge aux dépens de deux formations symétriques du bord épaissi du blastoderme. L'extrémité antérieure de la tête et l'extrémité postérieure de la queue seules ne subissent pas de concrescence, puisqu'elles sont formées par cette partie du bord du blastoderme qui, avec les deux moitiés latérales, complète le cercle. Le bord du blastoderme tout entier sert à la formation de l'embryon. »

Les bords du blastoderme qui se rejoignent pour former le corps de l'embryon sont regardés comme le blastopore, de sorte que dans cette hypothèse le blastopore s'étend primitivement dans toute la longueur du côté dorsal de l'embryon, et que la gouttière qui sépare ses lèvres coalescentes devient la gouttière médullaire;

Je ne puis entrer longuement dans les arguments qui ont été employés pour appuyer cette opinion. On peut les réduire à trois :

1° L'apparence générale du bord épaissi du blastoderme en continuité avec le repli médullaire ;

2° Certaines mesures (His) qui me paraissent surtout prouver que l'allongement de l'embryon s'effectue par l'addition de nouveaux somites, entre le dernier formé et l'extrémité du corps;

3° Quelques-uns des phénomènes de monstres doubles (Rauber).

Aucun de ces arguments ne me paraît très probant ; mais comme l'opinion de His et de Rauber, si elle était vraie, aurait certainement une grande importance, j'essaierai d'indiquer rapidement les arguments qu'on peut lui opposer en prenant comme types les Elasmobranches, dans le développement desquels, d'après His, l'opinion qu'il soutient est prouvée d'une manière plus conclusive que dans tout autre groupe.

1° L'apparence générale du bord épaissi du blastoderme en continuité avec les replis médullaires a servi d'argument pour soutenir que les replis médullaires ne sont que les bords épaissis et coalescents du blastoderme. Comme cependant les replis médullaires ne sont que des parties de la plaque médullaire, et comme la plaque médullaire est en continuité avec l'épiblaste voisin du rebord terminal de l'embryon, ce dernier doit être en continuité avec les replis médullaires de quelque manière qu'ils se forment, et le seul fait de cette continuité peut servir d'argument dans l'un et l'autre sens. Bien plus, si la théorie de la concrescence était vraie, on devrait s'attendre à ce que les bords coalescents du blastoderme forment entre eux un angle aigu, ce qui est loin d'être le cas.

2° La gouttière médullaire se ferme en arrière plus tôt qu'en avant, et la fermeture commence lorsque l'embryon est encore très court *et avant que l'extrémité postérieure ait commencé à faire saillie au-dessus du vitellus.* Après que le canal médullaire est fermé et en continuité en arrière avec le tube digestif par le canal neurentérique, il est évidemment impossible qu'aucun accroissement de longueur ait lieu par concrescence. Si par conséquent l'opinion de His et de Rauber est acceptée, il faudra soutenir qu'une faible partie du corps seulement se forme par concrescence, tandis que la plus grande partie

de la région postérieure s'accroît par intussusception. La difficulté entraînée par cette supposition est beaucoup augmentée par le fait que, longtemps après que l'accroissement par concrescence doit avoir cessé, le blastopore vitellin reste encore ouvert, et l'embryon est encore attaché au bord du blastoderme, de sorte que l'on ne peut soutenir que l'allongement par concrescence soit terminé parce que la coalescence des bords épaissis du blastoderme est complètement achevée.

Ces arguments sont tirés simplement de la considération de l'accroissement de l'embryon ; et ils prouvent que les faits avancés par His et Rauber ne sont pas du tout concluants, et que l'accroissement en longueur de la plus grande partie du corps s'effectue par l'addition en arrière de nouveaux somites, comme chez les Chétopodes, et il serait par conséquent extrêmement surprenant qu'une petite portion moyenne du corps s'accroisse d'une manière tout à fait différente.

On pourrait répondre à un grand nombre d'arguments moins importants invoqués par His, mais il n'est guère nécessaire de le faire, et quelques-uns de ces arguments reposent sur des vues erronées sur le cours du développement ; ainsi un argument relatif à la notochorde n'a de force qu'en admettant que le bourrelet notochordal apparaît en même temps que la plaque medullaire, tandis que, en réalité, il n'apparaît que beaucoup plus tard. Outre les arguments fournis par le groupe, et que j'ai déjà indiqués, on peut encore opposer à l'opinion de His et de Rauber une série d'arguments tirés de l'embryologie comparée :

1° Si le blastopore des Vertébrés avait la même extension que la face dorsale, comme His et Rauber le soutiennent, on devrait trouver chez l'*Amphioxus* des preuves évidentes de ce fait. Chez l'*Amphioxus* cependant, le blastopore est d'abord situé exactement à l'extrémité postérieure du corps ; quoique plus tard il passe au côté dorsal (voy. p. 3), il se ferme presque avant l'apparition de la gouttière médullaire ou des somites mésoblastiques, et les replis médullaires n'ont rien à voir avec ses lèvres, si ce n'est en ce qu'ils sont en continuité avec elles en arrière exactement comme chez les Élasmobranches.

2° Le vitellus nutritif, chez les Vertébrés, est situé à la face ventrale du corps et est enveloppé par le blastoderme, de sorte que chez tous les Vertébrés à gros vitellus, les parois ventrales du corps sont évidemment complétées par la fermeture des lèvres du blastopore sur le côté ventral.

Si His et Rauber ont raison, les parois dorsales sont aussi complétées par la fermeture du blastopore, de sorte que toute la paroi dorsale aussi bien que la paroi ventrale de l'embryon doit être formée par la concrescence des lèvres du blastopore, ce qui est évidemment une réfutation par l'absurde de toute la théorie. A mes arguments à ce sujet, je peux ajouter ceux de Kupffer qui a très justement critique les opinions de His et a montré que l'accroissement du blastoderme chez le *Clupea* et le *Gasterosteus* est absolument contraire à la théorie de la concrescence.

Plus la théorie de His et de Rauber est examinée à la lumière de l'embryologie comparée, plus elle paraît insoutenable ; et l'on peut poser comme conclusion sûre de l'étude comparée de l'embryologie des Vertébrés, que le blastopore des Vertébrés est situé primitivement à l'extrémité postérieure du

corps, mais que, en conséquence du développement d'un vitellus nutritif abondant, il s'étend aussi dans la plupart des cas sur une partie plus ou moins étendue du côté ventral.

Origine de l'allantoïde et de l'amnios.

Le développement et la structure de l'allantoïde et de l'amnios ont déjà été traités avec assez de longueur dans les chapitres des Mammifères et des Oiseaux, mais quelques mots sur l'origine de ces organes ne seront pas déplacés ici.

L'Allantoïde. — Les relations de l'allantoïde et des organes voisins, et la conversion de son pédoncule en la vessie urinaire prouvent amplement qu'elle a son origine dans une vessie urinaire comme celle des Amphibiens. En recherchant l'origine de l'allantoïde, nous avons affaire à un cas de ce que Dohrn appellerait un « changement de fonction ». L'allantoïde est en fait une vessie urinaire qui, *précocement* développée, et extrêmement distendue dans l'embryon, a acquis des fonctions respiratoires (Sauropsidiens) et nutritives (Mammifères). On ne connaît aucune forme où l'allantoïde ait persisté à un stade transitoire entre une vessie ordinaire et un vaste sac vasculaire.

L'avantage d'organes respiratoires secondaires pendant la vie fœtale, outre le sac vitellin, est prouvé par le fait que des organes de ce genre sont très largement répandus chez les Ichthyopsidiens : ainsi les branchies externes des Elasmobranches (voy. p. 60). Parmi les Amphibiens la queue est modifiée pour former un organe respiratoire chez le *Pipa americana* et chez le *Notodelphis*, l'*Alytes* et la *Cœcilia compressicauda*, les branchies externes sont modifiées, et leurs dimensions augmentent pour permettre la respiration dans l'intérieur de l'œuf (voy. p. 132 et 135).

L'Amnios. — L'origine de l'amnios est plus difficile à expliquer que celle de l'allantoïde ; et il ne paraît pas possible de le faire dériver d'aucun organe préexistant.

Il me paraît cependant très probable qu'il a évolué *pari passu* avec l'allantoïde, comme un simple repli de la somatopleure autour de l'embryon, dans lequel l'allantoïde a pénétré, lorsque, augmentant de longueur, elle devenait un organe respiratoire. Une fois ce repli formé, il devait être évidemment avantageux qu'il devînt de plus en plus grand pour faire de plus en plus de place à l'allantoïde.

L'accroissement continu de ce repli a fait se rejoindre ses bords sur le côté dorsal, et il est aisé de concevoir qu'ils ont pu alors se souder.

Pour faire place à l'allantoïde près de la surface de l'œuf, là où la respiration pouvait s'exercer le plus avantageusement, il était nécessaire que les deux lames de l'amnios, le vrai et le faux amnios, se séparassent et laissassent un espace libre au-dessus de l'embryon, ainsi a pu finalement s'effectuer la séparation du vrai et du faux amnios.

Cette explication de l'origine de l'amnios, quoique nécessairement hypothétique, a l'avantage de s'accorder sur la plupart des points avec l'ontogénie réelle de l'organe. La principale difficulté est le développement précoce du repli céphalique de l'amnios, alors que d'après la position de l'allantoïde on

aurait pu prévoir que le repli caudal serait le repli le plus important et le premier formé.

(239) F. M. Balfour. A comparison of the early stages in the development of Vertebrates (*Quart. J. of Micr. Science*, XV. 1875).

(240) F. M. Balfour. A monograph on the development of Elasmobranch Fishes. *Londres*, 1878.

(241) F. M. Balfour. On the early development of the Lacertilia together with some observations, etc. (*Quart. Journ. of Micr. Science*, XIX. 1879.)

(242) A. Götte. *Die Entwicklungsgeschichte d. Unke*. Leipzig, 1875.

(243) W. His. Ueb. d. Bildung d. Haifischembryonen (*Zeit. f. Anat. u. Entwick.*, II. 1877). Cf. également les mémoires de His sur les Téléostéens, N°s 65 et 66.

(244) A. Kowalevsky. Entwick. d. *Amphioxus lanceolatus* (*Mém. Acad. des Sciences St-Pétersbourg*, 7e série, t. XI. 1867.)

(245) A. Kowalevsky. Weitere Studien üb. d. Entwick. d. *Amphioxus lanceolatus* (*Archiv f. mikr. Anat.*, XIII. 1877).

(246) C. Kupffer. Die Entstehung d. Allantois u. d. Gastrula d. Wirbelthiere (*Zool. Anzeiger*, II. 1879, pp. 529, 593, 612).

(247) R. Remak. *Untersuchungen üb. d. Entwicklung d. Wirbelthiere*. 1850-1858.

(248) A. Rauber. *Primitivstreifen u. Neurula d. Wirbelthiere*. Leipzig, 1877.

CHAPITRE XII

OBSERVATIONS SUR LA FORME ANCESTRALE DES CHORDATA

Cette partie de mon ouvrage ne serait pas complète si je n'essayais de reconstruire, avec les matériaux réunis dans les chapitres précédents, et avec ceux fournis par l'anatomie comparée, les caractères des ancêtres des Chordata, et de reconnaître autant qu'il est possible de quelle souche invertébrée ces ancêtres sont dérivés.

La seconde de ces questions a été récemment traitée d'une manière très instructive par Dohrn (n° 250) et par Semper (n°s 255 et 256), mais est encore si obscure que j'éviterai toute discussion détaillée à son sujet.

Quoique différant beaucoup sur plusieurs points, Dohrn et Semper sont arrivés à l'opinion déjà émise provisoirement par des anatomistes antérieurs, que les alliés les plus proches des Chordata doivent être cherchés parmi les Chétopodes, et que la face dorsale des Chordata avec la moelle épinière correspond morphologiquement à la face ventrale des Chétopodes avec la chaîne ganglionnaire ventrale. En discutant ce sujet, il y a quelque temps déjà, j'ai émis l'opinion que nous devons chercher (1) les ancêtres des Chordata, non dans des alliés des Chétopodes actuels, mais dans un groupe de formes segmentées dérivées des mêmes types de formes non segmentées que les Chétopodes, mais chez lesquels deux cordons nerveux latéraux comme ceux des Némertiens se sont unis sur la face dorsale au lieu de la face ventrale pour former un cordon nerveux médian. Ce groupe de formes, si mon hypothèse sur son existence est bien fondée, paraît avoir maintenant disparu. Les recherches récentes de Hubrecht sur l'anatomie des Némertiens (2) ont cependant ajouté à la probabilité de mon opinion en ce qu'elles ont montré que chez quelques Némertiens actuels les cordons nerveux viennent très près l'un de l'autre sur la ligne médiane dorsale.

Pour ce qui est des caractères de l'ancêtre des Chordata, les pages suivantes contiennent quelques suggestions provisoires et n'ont pas la prétention de traiter le sujet dans son ensemble. L'origine de certains

(1) Monograph on the development of Elasmobranch Fisches, p. 170-173.

(2) Hubrecht. Zur anat. u. Phys. d. Nervensystems der Nemertinen (*Kön. Akad. Wiss. Amsterdam*) et Researches on the Nervous System of Nemertines (*Quart. Journ. of micr. science*, 1880).

des organes est au contraire traitée d'une manière plus spéciale dans les chapitres consacrés à l'organogénie qui forment la seconde partie de cet ouvrage.

Avant d'entrer dans le sujet plus spécial de ce chapitre, il convient de déblayer le terrain en insistant sur quelques conclusions morphologiques à tirer de l'étude de l'*Amphioxus*, forme qui, quoique probablement dégénérée sous certains rapports, peut néanmoins fournir certaines données très précieuses :

1° En premier lieu, la structure de l'*Amphioxus* prouve évidemment que les ancêtres des Chordata étaient segmentés et que leur mésoblaste était divisé en myotômes, qui s'étendaient jusque dans la région antérieure à la bouche. Le mésoblaste de la plus grande partie de ce que l'on appelle la tête chez les Vertébrés proprement dits était par conséquent segmenté comme le tronc.

2° Le seul squelette interne présent était la notochorde non segmentée, fait qui démontre que le squelette a relativement peu d'importance pour la solution d'un grand nombre de questions fondamentales comme, par exemple, le point qui a été débattu récemment, si les fentes branchiales ont à un moment donné existé en avant de la bouche actuelle ; comme d'après les données fournies par l'*Amphioxus* et les vertébrés inférieurs (1), il est évident que ces fentes, si elles ont jamais existé, *étaient complètement atrophiées* avant la formation des tiges branchiales cartilagineuses, tout organe squelettal situé en avant de la bouche, que les morphologistes ont pu interpréter comme arc branchial, n'a jamais pu avoir pour rôle de supporter les parois de fentes branchiales.

3° La région qui chez les Vertébrés forme l'œsophage et l'estomac était chez les ancêtres des Chordata perforée de fentes branchiales.

(1) La plus grande partie du squelette branchial de la Lamproie appartient évidemment à un système extra-branchial situé beaucoup plus superficiellement que les véritables arcs branchiaux des formes supérieures ; il n'est cependant pas douteux que certaines parties du squelette de la Lamproie adulte présentent, comme l'a fait remarquer Huxley, des points de ressemblance frappants avec des parties de véritables arcs mandibulaire et hyoïdien. De nouvelles données embryologiques sur le sujet sont nécessaires, mais les faits exposés à ce sujet à la page 80 doivent être donnés sous réserve.

Si l'opinion d'Huxley à ce sujet se trouve finalement exacte, il est probable qu'eu égard à la ressemblance de ces parties squelettales chez le Têtard et chez la Lamproie, la tige cartilagineuse mandibulaire, avant d'être en aucune façon modifiée pour former les véritables mâchoires, s'est adaptée d'une manière secondaire à supporter une bouche destinée à la succion, et qu'elle s'est plus tard transformée en véritables mâchoires. Ainsi l'évolution de cette tige chez la Grenouille serait une véritable répétition de l'histoire ancestrale, tandis que son ontogénie chez les Élasmobranches et autres types serait très abrégée. Pour une discussion plus complète de ce point, je dois renvoyer le lecteur au chapitre du crâne.

Il est difficile de croire que les arcs branchiaux postérieurs aient coexisté avec un squelette branchial aussi développé que celui de la Lamproie, de sorte que l'absence des arcs branchiaux postérieurs chez la Lamproie reçoit son explication de beaucoup la plus plausible dans l'hypothèse que la Lamproie est descendue d'un type de Vertébrés chez lesquels il ne s'était pas développé de véritables arcs branchiaux.

Ce fait qui a été mis en lumière par Gegenbaur est démontré par la disposition des fentes branchiales chez l'*Amphioxus* et par la distribution du nerf vague chez les Vertébrés (1). Le point de l'insertion du foie qui était probablement un organe très primitif paraît indiquer approximativement la limite postérieure des fentes branchiales.

Après ces quelques observations préliminaires, nous pouvons aborder le sujet principal de ce chapitre.

Une question fondamentale qui se présente au seuil de nos recherches est la différenciation de la tête.

Chez les Chétopodes, la tête est formée d'un lobe préoral et du segment oral ; chez les Arthropodes un nombre assez variable de segments se surajoutent en arrière de cette tête primitive et forment avec elle ce que l'on peut appeler une tête secondaire composée. Il est évident que la portion du tronc qui chez l'*Amphioxus* est perforée par les fentes viscérales est devenue la tête chez les Vertébrés proprement dits, de sorte que ceux-ci possèdent une tête secondaire comme celle des Arthropodes. Mais il reste à résoudre des questions difficiles quant aux éléments dont la tête est composée et quant au degré de sa différenciation chez les ancêtres des Vertébrés.

Chez les Arthropodes et les Chétopodes il y a dans la tête un élément très distinct appelé chez les Arthropodes le lobe procéphalique et chez les Chétopodes le lobe préoral ; ce lobe est particulièrement caractérisé par le fait que les ganglions sus-œsophagiens et les organes visuels se forment comme des différenciations d'une partie de l'épiblaste qui le recouvre. Peut-on reconnaître un tel élément dans la tête des Chordata? Après un examen superficiel de l'*Amphioxus*, la réponse serait certainement négative ; mais il faut avoir présent à l'esprit que l'*Amphioxus*, en raison de son habitude de s'enfoncer dans le sable, est particulièrement dégradé sous le rapport du développement des organes des sens, de sorte qu'il est possible de croire que son lobe préoral puisse avoir été réduit au point de n'être pas reconnaissable. Chez les Vertébrés véritables, y a une portion de la tête qui a incontestablement beaucoup de caractères du lobe préoral des types dont il s'agit, c'est la partie qui contient les hémisphères cérébraux et le thalamencéphale. S'il y a une partie du cerveau homologue aux ganglions sus-œsophagiens des Invertébrés, et il est difficile de croire le contraire, ce doit être ou une partie du cerveau antérieur, ou elle doit renfermer le cerveau antérieur. Le cerveau antérieur ressemble aux ganglions sus-œsophagiens en ce

(1) L'extension en avant, chez les Vertébrés, d'une cavité générale ininterrompue dans la région occupée antérieurement par les fentes viscérales n'est pas une difficulté. Chez l'*Amphioxus* la véritable cavité générale s'étend en avant, plus ou moins divisée par les fentes branchiales dans toute la longueur de la région branchiale, et chez les embryons des Vertébrés inférieurs, il reste une portion de la cavité générale, les cavités céphaliques, entre chaque paire de poches. Avec la disparition de ces poches toutes ces parties devraient nécessairement se confondre en un tout continu.

qu'il est dans son développement en rapport intime avec les organes de la vision et fournit des nerfs seulement aux organes des sens spéciaux. Ses rapports avec les organes olfactifs sont un argument du même sens. Même chez l'*Amphioxus* il y a à l'extrémité du tube nerveux un petit bulbe innervant, ce qui est probablement l'homologue de l'organe olfactif des Vertébrés, et il est très possible que ce bulbe soit le rudiment réduit de ce qui forme le cerveau antérieur chez les Vertébrés.

Les données dont nous disposons me paraissent indiquer que les nerfs de la troisième paire appartiennent à la série crânio-spinale de nerfs segmentaires, tandis que les nerfs optiques et olfactifs me paraissent non moins évidemment ne pas appartenir à cette série (1). Le cerveau moyen donnant naissance à la troisième paire de nerfs ne paraîtrait pas avoir fait partie du ganglion du lobe préoral.

Ces considérations rendent très probable que la partie de la tête qui contient le cerveau antérieur est l'équivalent du lobe préoral d'un grand nombre de formes d'invertébrés, et la position primitive de la bouche à la face ventrale de la tête confirme nettement cette opinion. Il faut cependant admettre que cette partie de la tête n'est pas nettement séparée dans son mode de développement de la partie postérieure, et quoique le cerveau antérieur se différencie d'ordinaire de très bonne heure comme un lobe distinct du tube nerveux primitif, cependant cette différenciation est à peine plus marquée que celle des autres parties de l'encéphale. La terminaison de la notochorde immédiatement en arrière du cerveau antérieur est toutefois un argument en faveur de la distinction morphologique de cet organe.

Les faits dont nous disposons paraissent indiquer que la partie postérieure de la tête n'était pas différenciée du tronc chez les Chordata inférieurs; mais qu'à mesure que les Chordata s'élevaient dans l'échelle du développement, il s'est établi dans la partie antérieure du cordon nerveux une centralisation de plus en plus grande et cette région s'est différenciée *pari passu* en cerveau moyen et cerveau postérieur; on trouve quelque chose d'analogue à cette différenciation dans le ganglion sous-œsophagien composé d'un grand nombre d'Arthropodes; et comme on le verra dans le chapitre du système nerveux, de fortes données embryologiques tendent à prouver que le cerveau moyen et le cerveau postérieur avaient primitivement la même structure que la moelle épinière. La tête paraît cependant, dans le cours de sa différenciation, avoir subi dans sa partie postérieure une grande concentration qui devient progressivement de plus en plus marquée même dans la limite des Vertébrés existants. Cette concentration est particulière-

(1) Marshall dans son beau mémoire sur le développement de l'organe olfactif soutient une opinion très différente sur ce sujet. Pour la discussion de cette opinion je renvoie le lecteur au chapitre du système nerveux.

ment indiquée par la structure du nerf vague, qui, comme l'a le premier fait remarquer Gegenbaur, montre qu'il était originellement constitué par une nombreuse série de nerfs se distribuant chacun à une fente viscérale. Des rudiments des nerfs postérieurs persistent encore comme les branches qui se rendent à l'œsophage et à l'estomac (1).

L'atrophie des fentes viscérales postérieures semble avoir coïncidé avec la concentration de la partie nerveuse de la tête ; mais le premier processus n'a pas procédé aussi rapidement que le dernier, de sorte que chez les Vertébrés inférieurs la région viscérale de la tête est plus longue que la région neurale et est surplombée du côté dorsal par la portion antérieure de la moelle épinière et les plaques musculaires antérieures (voy. fig. 54).

Dans l'hypothèse qui précède, la partie postérieure de la tête doit avoir été originellement composée d'une série de somites comme ceux du tronc, mais chez les Vertébrés actuels toute trace de ces somites, à l'exception des fentes viscérales qui les indiquent, a disparu chez l'adulte. Les nerfs crâniens cependant, particulièrement dans l'embryon, indiquent encore le nombre de somites antérieurs, et dans un grand nombre de formes inférieures on a aussi rencontré une segmentation embryonnaire du mésoblaste de la tête donnant naissance à une série de cavités appelées les cavités céphaliques, entourées par des parois mésoblastiques qui se transforment plus tard en muscles. Ces cavités correspondent aux nerfs et il semble y avoir une cavité prémandibulaire correspondant au nerf de la troisième paire (fig. 208, 1*pp*), une cavité mandibulaire (2*pp*) et une cavité dans chacun des arcs viscéraux suivants. Les nerfs de la cinquième et de la septième paire, le glossopharyngien et les éléments successifs du vague, correspondent aux cavités céphaliques postérieures.

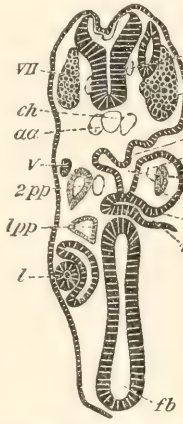


Fig. 208. — Coupe transversale de la partie interne de la tête d'un jeune embryon de *Pristiurus* (*).

Le canal médullaire. — L'histoire générale de la plaque médullaire semble conduire à la conclusion que le canal central du système ner-

(1) La branche latérale du nerf vague s'est probablement différenciée avec la ligne latérale qui semble s'être d'abord formée dans la tête et s'être ensuite étendue dans le tronc. (Voy. le paragraphe consacré à la ligne latérale.)

(*) La coupe par suite de la flexion crânienne passe par le cerveau antérieur et le postérieur. Elle montre les cavités céphaliques prémandibulaire et mandibulaire 1*pp* et 2*pp*, etc.

fb, cerveau antérieur. — *l*, cristallin. — *m*, bouche. — *pt*, paroi supérieure de la bouche formant l'involution pituitaire. — 1*av*, arc aortique mandibulaire. — 1*pp* et 2*pp*, première et seconde cavités céphaliques. — 1*vc*, première fente viscérale. — *V*, nerf de la cinquième paire. — *aun*, ganglion du nerf auditif. — *VII*, nerf de la septième paire. — *aa*, aorte dorsale. — *acv*, veine cardinale antérieure. — *ch*, notochorde.

veux a été formé par l'apparition, sur la ligne médiane dorsale chez les ancêtres des Chordata, d'un sillon qui a déterminé les soulèvements des côtés de la plaque nerveuse située immédiatement sous la peau ou peut-être non distinctement différenciée de la peau ; et que cette gouttière s'est ensuite transformée en un canal. Cette opinion n'est pas seulement appuyée sur le développement réel du canal central du système nerveux (les types des Téléostéens, du Lépidostée et de la Lamproie étant incontestablement secondaires), mais aussi sur la présence sur l'épithélium qui revêt le canal de cils hérités probablement des cils qui revêtaient le tégument externe, et sur la naissance des racines nerveuses postérieures de la ligne dorsale extrême (fig. 209), position qui trouve son explication la plus aisée dans la supposition que les deux côtés de la plaque dont les nerfs provenaient originellement se sont repliés de façon à se rejoindre sur la ligne médiane dorsale (1).

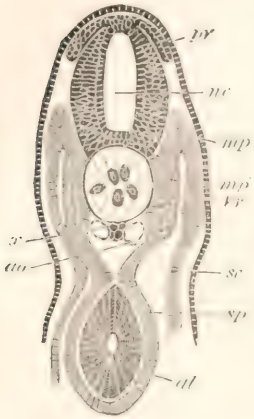


Fig. 209. — Coupe transversale du tronc d'un embryon un peu plus âgé que celui représenté dans la figure 35 E *.

La plaque médullaire avant de se replier pour former la gouttière médullaire ne présente, excepté chez les Amphibiens, aucune indication d'une origine aux dépens de deux moitiés symétriques. Tant chez l'embryon que chez l'adulte, les parois du tube nerveux ont toutefois une structure qui indique qu'elles sont dérivées de la coalescence de deux cordons latéraux et très probablement à un moment donné indépendants ; comme je l'ai déjà indiqué, c'est là l'opinion que je suis moi-même porté à adopter (voy. p. 283 et 284.)

L'origine et la nature de la bouche. — Le trait le plus caractéristique du développement de la bouche est le fait que chez tous les embryons des Vertébrés elle est située à la face ventrale, à quelque distance de l'extrémité antérieure du corps. Ce caractère persiste à l'état adulte chez les Élasmobranches, les Myxinoïdes, et quelques Ganoïdes, mais est perdu chez les autres Vertébrés. Une bouche située comme l'est la bouche embryonnaire des Vertébrés est très mal disposée pour mordre ; et quoique dans cette disposition elle serve nettement à mordre chez les Élasmobranches, cependant il est presque certain que tel n'était pas son rôle chez les Chordata ancestraux, et que sa position termi-

(1) Voyez pour plus de détails le chapitre sur le système nerveux.

* [illegible] canal neural. — *pr*, racine postérieure d'un nerf spinal. — *x*, tige subnotochordale. — *ao*, [illegible] mésoblaste somatique. — *sp*, mésoblaste splanchnique. — *mp*, plaque musculaire. — *mp'*, portion de plaque musculaire transformée en muscle. — *Vr*, portion de la plaque vertébrale qui donnera naissance aux corps vertébraux. — *al*, cavité digestive.

nale, dans les types plus élevés, indique un pas en avance sur les Élasmobranches.

Relativement à la structure de la bouche primitive, il me paraît y avoir certaines données embryologiques intéressantes sur lesquelles l'attention a déjà été appelée dans les chapitres précédents. Dans un grand nombre de larves ou d'embryons de Vertébrés inférieurs, la bouche présente un caractère plus ou moins nettement suceur, et est en rapport avec des organes de succion situés en avant ou en arrière d'elle. Les exemples les plus importants de ce genre sont : les Têtards des Anoures avec leurs disques situés en arrière de la bouche, la larve du Lépidostée (fig. 210) avec son disque adhésif situé en avant et les papilles adhésives des larves des Tuniciers. A ces exemples on peut ajouter la bouche organisée pour la succion des Poissons Myxinoïdes (1).

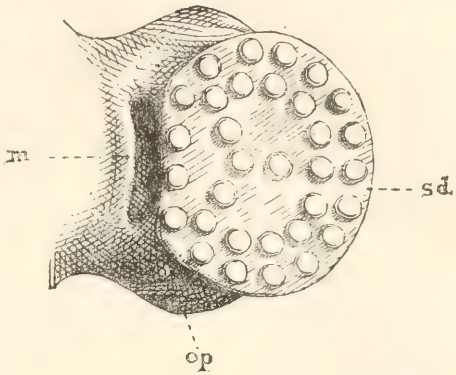


Fig. 210. — Vue par la face ventrale de la tête d'un embryon de Lépidostée peu avant l'éclosion pour montrer le grand disque adhésif (*).

Toutes ces considérations conduisent à la conclusion que chez les Chordata ancestraux, la bouche avait un caractère plus ou moins nettement suceur (2) *et était nettement située à la face ventrale, immédiatement en arrière du lobe préoral; et que dans les types supérieurs cette bouche s'est peu à peu modifiée en s'adaptant à mordre et a été reportée à l'extrémité antérieure de la tête.*

La bouche des Élasmobranches et des autres Vertébrés est originellement une large cavité rhomboïdale (fig. 34, G), que le développement de l'arc mandibulaire et de son prolongement maxillaire (ptérygo-carré) réduit à une fente. On peut avec quelque probabilité con-

(1) Les Poissons Myxinoïdes actuels sont certainement des types dégénérés, comme l'a le premier bien montré Dohrn; mais cependant (quoique Dohrn ne partage pas cette opinion) il me paraît presque certain que ce sont des restes d'un grand groupe très primitif qui doivent très vraisemblablement leur conservation à leur vie parasite ou semiparasite, de même qu'un grand nombre d'Insectivores doivent leur conservation à leur vie souterraine. Je ne connais aucun fait embryologique ou autre qui indique que ce soient des formes gnathostômes dégradées, et le groupe est probablement disparu dans son ensemble par suite de l'impuissance où il s'est trouvé de lutter avec succès contre les Vertébrés chez lesquels de véritables mâchoires étaient développées.

(2) Je n'entends pas que l'existence d'organes de succion implique nécessairement des mœurs parasites. Ces organes ont pu fonctionner dans des buts différents, particulièrement chez des formes carnassières non pourvues de mâchoires.

(*) *m*, bouche. — *op*, œil. — *sd*, disque adhésif.

sidérer l'état de la bouche lorsqu'elle est largement ouverte comme un reste de l'état suceur primitif. Le fait que l'on ne trouve pas des traces plus définies de l'état suceur de la bouche dans un groupe aussi primitif que celui des Élasmobranches doit probablement trouver son explication dans ce que les membres de ce groupe subissent un développement abrégé dans l'intérieur de l'œuf.

Si les données embryologiques me paraissent indiquer l'existence d'une bouche primitive adaptée à la succion, d'autres embryologistes et plus particulièrement Dohrn ont émis des conclusions différentes qui sont assez importantes et assez suggestives pour mériter d'être plus longuement discutées.

Comme on l'a vu plus haut, Dohrn et Semper soutiennent l'un et l'autre que les Vertébrés sont descendus de formes semblables aux Chétopodes, chez lesquelles la face ventrale est devenue dorsale. En conséquence de cette opinion, Dohrn est arrivé aux conclusions suivantes :

1° Que le tube digestif primitif perforait le système nerveux dans la région du collier œsophagien originel ;

2° Qu'il existait par conséquent originellement une bouche dorsale (la bouche ventrale actuelle des Chétopodes) ;

3° Que la bouche actuelle est dérivée secondairement de la coalescence ventrale de deux fentes viscérales.

Une discussion complète de ces opinions (1) ne rentre pas dans le cadre de cet ouvrage ; mais, tout en reconnaissant qu'il y a beaucoup de raisons à faire valoir en faveur de l'interversion des faces dorsale et ventrale, je suis toutefois porté à maintenir que les difficultés entraînées par cette opinion sont si grandes qu'elle doit être rejetée, au moins provisoirement ; et qu'il n'y a par conséquent pas de raison qui empêche de supposer que la bouche actuelle des Vertébrés soit la bouche primitive. Aucun fait embryologique ne vient appuyer l'opinion émise par Dohrn que la bouche actuelle a été formée par la coalescence de deux fentes.

Si l'on admet une fois que la bouche actuelle est la bouche primitive, et est restée ou à peu près dans sa position originelle, il faudra des faits très probants pour montrer qu'aucun organe situé en avant d'elle soit un reste de fente viscérale ; mais si l'on venait à prouver que de tels restes de fentes viscérales sont présents, les vues auxquelles je suis arrivé dans ce chapitre devraient, je crois, être en grande partie remises en question.

Dohrn a supposé que les fossettes nasales étaient des restes de fentes viscérales, et cette opinion a été très habilement soutenue par Marshall. Les arguments de Marshall ne me paraissent cependant pas avoir une grande valeur, à moins que l'on n'admette à l'avance une probabilité en faveur de la présence d'une paire de fentes branchiales dans la position des fossettes nasales ; et même alors le développement des fossettes nasales comme involutions épiblastiques au lieu de diverticules hypoblastiques est une difficulté sérieuse qui n'a pas, à mon avis, été repoussée avec succès. J'ai déjà parlé de l'argument fondé par Marshall sur la nature supposée segmentaire du nerf acoustique.

(1) Pour une discussion partielle de ce sujet je renvoie le lecteur à ma *Monograph on Elasmobranch Fishes*, p. 165, 172.

Si la plupart des organes supposés être des restes de fentes branchiales antérieures à la bouche ne me paraissent pas être de cette nature, il y a toutefois un organe qui appartient à une catégorie plus douteuse. Cet organe est la glande dite choroïde. La similitude de cet organe avec la pseudo-branchie de l'arc mandibulaire ou hyoïdien m'a été signalée par Dohrn qui a émis la suggestion que c'est le reste d'une branchie prémandibulaire qui a persisté à cause de ses rapports fonctionnels avec l'œil (1). En admettant l'exactitude de cette explication (qui cependant est loin d'être certaine), est-on nécessairement forcé d'admettre que la glande choroïde est le reste d'une fente branchiale originellement située en avant de la bouche ? Je ne le crois pas. Il est facile de concevoir qu'il puisse y avoir eu originellement une fente branchiale prémandibulaire *en arrière* de la bouche adaptée à la succion, mais que cette fente se soit atrophiée graduellement (par la même raison que la fente mandibulaire montre une tendance à s'atrophier chez les Poissons actuels, etc.), le rudiment de la branchie (glande choroïde) restant seul pour marquer sa situation. Après la disparition de cette fente, la bouche suceuse peut s'être relativement reportée en arrière. Pendant ce temps les arcs branchiaux se sont développés et, comme la bouche s'est adaptée à mordre, la tige (arc mandibulaire) supportant la fente alors antérieure s'est peu à peu modifiée et transformée en l'appareil suspenseur de la bouche et a finalement formé le squelette des mâchoires. Chez les Vertébrés hyostyliques, l'arc hyoïdien s'est également modifié avec la formation des mâchoires.

Les conclusions auxquelles nous sommes arrivés peuvent se résumer de la manière suivante :

Les relations qui existent dans tous les Vertébrés maxillés entre l'arc mandibulaire et l'orifice buccal sont secondaires et sont apparues *pari passu* avec l'évolution des mâchoires (2).

(1) La probabilité de la signification attribuée par Dohrn à la glande choroïde est appuyée par l'existence d'un segment prémandibulaire, prouvée elle-même par celle d'une cavité céphalique prémandibulaire dont Marshall et moi-même avons montré que les parois donnent naissance à la plupart des muscles de l'œil, et d'un nerf (le nerf de la troisième paire. Cf. Marshall) qui lui correspond ; de sorte que ces parties avec la glande choroïde peuvent être des rudiments appartenant au même segment. D'un autre côté l'absence de la glande choroïde chez les Ganoïdes et les Elasmobranches où il existe une pseudo-branchie mandibulaire réunie à l'absence de pseudo-branchie mandibulaire chez les Téléostéens qui seuls possèdent une glande choroïde, rend cette opinion sur la glande choroïde un peu douteuse. Une investigation complète de l'ontogénie de la glande choroïde pourrait jeter de nouvelles lumières sur cette question intéressante ; mais je ne crois pas impossible que la glande choroïde puisse n'être rien autre chose que la pseudo-branchie *mandibulaire* modifiée, opinion qui s'accorde avec les relations des vaisseaux de la pseudo-branchie mandibulaire avec la choroïde chez les Élasmobranches. Pour les relations et la structure de la glande choroïde, voy. F. Müller, *Vergl. Anat. Myxinoïden*, 3e part., p. 82.

Il est possible que le nerf de la quatrième paire et le muscle oblique supérieur de l'œil auquel il se rend puissent être les derniers restes d'un second segment prémandibulaire originellement situé entre le segment du nerf de la troisième paire et celui du nerf de la cinquième paire (segment mandibulaire).

(2) Je n'entends pas exclure la possibilité pour l'arc mandibulaire d'avoir supporté une bouche adaptée à la succion avant de s'être transformé en une paire de mâchoires.

La flexion crânienne et la forme de la tête chez les embryons des Vertébrés. — Tous les embryologistes qui ont étudié les embryons des différents groupes de Vertébrés ont été frappés par la remarquable similitude qui existe entre eux, plus spécialement en ce qui concerne la forme de la tête. Cette similitude est la plus grande entre les membres du groupe des Amniotes, mais il y a aussi une ressemblance très marquée entre les Amniotes et les Élasmobranches. La particularité dont il s'agit, qui est représentée d'une manière caractéristique dans la figure 211, consiste en ce que les hémisphères cérébraux et le thalamencéphale sont infléchis vers la face ventrale à un tel point que le cerveau moyen forme l'extrémité du grand axe du corps. A une période plus avancée du développement les hémisphères cérébraux viennent se placer à l'extrémité antérieure de la tête, mais l'inflexion originelle du plancher du cerveau ne disparaît jamais complètement.

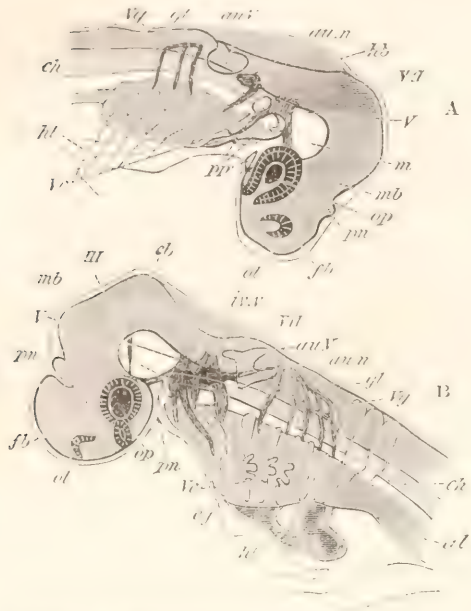


Fig. 211. — Têtes d'embryons d'Élasmobranches à deux stades vus par transparence (*).

Il est évident qu'en recherchant la lumière apportée par l'embryologie sur la forme ancestrale des Chordata, la signification de ce caractère particulier de la tête d'un grand nombre d'embryons de Vertébrés doit être discutée. La constance de ce caractère doit-elle s'expliquer en supposant qu'à une certaine période les ancêtres des Vertébrés présentaient une tête possédant les mêmes caractères que la tête embryonnaire des Vertébrés actuels?

C'est là l'explication qui se présente à première vue, mais elle ne me paraît pas satisfaisante. En premier lieu, la bouche, au moment du maximum de la flexion crânienne, occupe une position telle qu'elle ne pourrait guère avoir rempli sa fonction, de sorte qu'il est presque impossible de croire qu'un animal avec une tête semblable à celle de ces embryons ait existé.

Puis ce type de tête embryonnaire est particulièrement caractéristique des Amniotes qui tous se développent dans l'œuf. Il n'est pas en général aussi

(*) A, embryon de *Pristiurus* au même stade que celui de la figure 31 F. — B, embryon de *Scyllium* un peu plus avancé. — *III*, *V*, *VII*, nerfs de la troisième, de la cinquième et de la septième paires. — [illegible] nerf acoustique. — *gl*, nerf glosso-pharyngien. — *Vg*, nerf vague. — *fb*, cerveau antérieur [illegible] glande pinéale. — *mb*, cerveau moyen. — *hb*, cerveau postérieur. — *iv.v*, quatrième ventricule. — *cb*, cervelet. — *al*, fossette olfactive. — *op*, œil. — *au.V*, vésicule auditive. — *m*, mésoderme de la base du cerveau. — *cd*, notochorde. — *hl*, cœur. — *Vc*, fentes viscérales. — *cg*, branches extérieures. — *pp*, cavités céphaliques.

marqué chez les Ichthyopsidiens : chez les Amphibiens, les Téléostéens, les Ganoïdes et les Petromyzontides, la tête n'acquiert jamais complètement la forme caractéristique particulière de la tête des Amniotes, et toutes ces formes éclosent à une période relativement beaucoup plus précoce du développement, de sorte qu'elles mènent une existence libre à un stade où les embryons des Amniotes ne sont pas encore éclos. Le seul type d'Ichthyopsidiens qui possède une tête semblable à celle des Amniotes, est les Elasmobranches, et les Élasmobranches sont les seuls Ichthyopsidiens qui subissent la plus grande partie de leur développement dans l'œuf.

Ces considérations me paraissent montrer que les caractères particuliers de la tête de l'embryon, dont il vient d'être question, sont liés de quelque manière à un développement embryonnaire, par opposition à un développement larvaire ; et, pour des motifs qui sont exposés dans le chapitre consacré aux formes larvaires, il est probable que le développement larvaire est un tableau plus fidèle de l'histoire ancestrale que le développement embryonnaire. La flexion à la base du cerveau paraît cependant être un caractère typique des Vertébrés, mais cette flexion n'a jamais déterminé à l'état adulte une conformation de la tête semblable à celle des embryons des Amniotes. La forme de la tête dans ces embryons doit probablement s'expliquer en supposant qu'il y ait quelque avantage dans un développement relativement précoce du cerveau qui me paraît être sa cause prochaine, et comme ces embryons n'avaient pas à mener une existence libre (pour laquelle une telle forme de la tête n'aurait pas convenu), rien ne s'opposait à ce que l'action de la sélection naturelle déterminât l'apparition de cette forme de la tête pendant la vie fœtale.

Intestin post-anal et canal neurentérique. — Un des organes les plus remarquables du tronc est l'intestin postanal (fig. 212). Sa structure est complètement décrite dans le chapitre consacré au tube digestif ; mais il convient d'appeler ici l'attention sur la lumière qu'il semble apporter sur les caractères de l'ancêtre des Chordata.

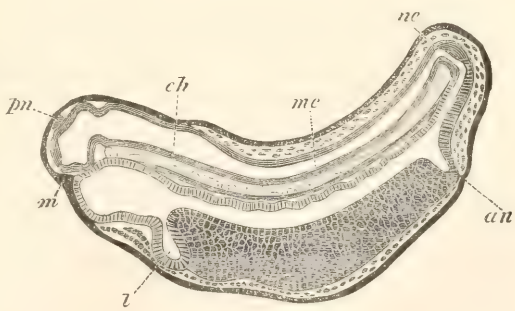


Fig. 212. — Coupe longitudinale d'un embryon avancé de *Bombinator* (d'après Götte) (*).

En face des faits qui sont connus sur la région postanale de la cavité digestive, on ne peut guère douter que cette portion de la cavité digestive n'ait été à un moment donné fonctionnelle. Cela me semble démontré par la constance et la persistance de ce rudiment maintenant sans fonctions, par son développement

(*) *m*, bouche. — *an*, anus. — *l*, foie. — *ne*, canal neurentérique. — *mc*, canal médullaire. — *ch*, notochorde. — *pn*, glande pinéale.

plus grand dans les formes inférieures que dans les formes supérieures, par ses rapports avec la formation de la notochorde et de la tige subnotochordale.

Cela admis, il n'est pas permis de repousser les conclusions qui semblent s'ensuivre nécessairement, quelque grandes que soient les difficultés entraînées par leur acceptation. Ces conclusions ont été déjà en partie discutées par Dohrn dans son intéressant traité (n° 250). En premier lieu le tube digestif doit s'être primitivement continué jusqu'à l'extrémité de la queue ; et s'il en est ainsi, il est difficile de croire que l'anus existant puisse avoir été l'anus originel. Quelque difficile qu'il soit, dans les principes physiologiques entraînés par la théorie de Darwin, de comprendre la formation d'un nouvel anus (1), il n'en est pas moins nécessaire de croire que l'anus actuel des Vertébrés est une formation acquise dans le groupe des Chordata et non héritée de quelque groupe plus ancien. Cela entraîne une série d'autres conséquences. L'orifice des canaux urogénitaux dans le cloaque doit être aussi secondaire, et il est probable que les canaux segmentaires se continuaient primitivement dans toute la région postanale de la queue des Vertébrés, s'ouvrant dans la cavité générale que l'embryologie prouve avoir originellement existé dans cette région. En fait, dans un grand nombre de formes existantes, ils se continuent à quelque distance en arrière de l'anus actuel. Si l'anus actuel est secondaire, il doit y avoir eu un anus primitif qui était probablement situé en arrière de la vésicule postanale, et par conséquent dans la région du canal neurentérique. Le canal neurentérique est cependant le reste du blastopore (voy. p. 260). *Il en résulte que le blastopore des Vertébrés est probablement presque, sinon exactement identique en position avec l'anus primitif.* Cette considération peut aider à l'explication du phénomène remarquable de l'existence du canal neurentérique. On a déjà essayé de montrer que le canal central du système nerveux est en réalité une gouttière transformée en un tube et tapissée par l'épiderme externe. Ce canal, comme on peut conclure d'après les considérations embryologiques, était probablement à l'origine ouvert en arrière, et sans doute se terminait à l'anus primitif. On peut concevoir qu'à la fermeture de l'orifice anal primitif, les portions terminales de l'intestin postanal et du canal neural puissent s'être ouvertes toutes deux dans une cavité commune qui primitivement communiquait avec l'extérieur par l'anus. Cette disposition aboutissait nécessairement à la formation d'un canal neurentérique. Il ne semble pas impossible qu'une vésicule dilatée, souvent présente à l'extrémité de l'intestin postanal (voy. fig. 35, p. 57), puisse avoir été la cavité commune dans laquelle s'ou-

(1) Dohrn (n° 250, p. 25) donne de l'origine du nouvel anus une explication qui ne me paraît pas tout à fait satisfaisante.

vraient les canaux neural et digestif (1). Jusqu'à ce que de nouvelles découvertes aient jeté plus de lumière sur la condition primitive du prolongement postérieur de la cavité digestive des Vertébrés, il est inutile d'essayer de pousser plus en détail cette spéculation.

Cavité générale et somites mésoblastiques. — Les Chordata, ou au moins les représentants actuels les plus primitifs du groupe, sont caractérisés par le fait que la cavité générale dérive d'une paire de diverticules de la cavité archentérique. Ce caractère (2) du développement indique d'une manière presque certaine que les Chordata sont un groupe très primitif. Le point le plus remarquable du développement des deux diverticules est, cependant, le fait que la partie dorsale de chaque diverticule se sépare de la partie ventrale. Ses parois *se segmentent* et forment les somites mésoblastiques qui finalement, après l'oblitération de leurs cavités, donnent naissance aux plaques musculaires et au tissu qui entoure la notochorde. Il n'est pas facile de comprendre toute la signification du processus de formation des somites mésoblastiques (voy. p. 278). Les somites mésoblastiques ont sans doute une ressemblance frappante avec les somites mésoblastiques des Chétopodes, et très probablement la segmentation du mésoblaste dans les deux groupes est un phénomène de la même nature, mais la différence d'origine entre les deux types de somites mésoblastiques est si frappante et le développement du système musculaire à leurs dépens est si dissemblable dans les deux groupes, qu'une descendance directe des Chordata, des Chétopodes; est très improbable. Les parties ventrales du diverticule originel donnent naissance à la cavité générale permanente qui paraît avoir été originellement divisée en deux parties par un mésentère dorsal et un mésentère ventral.

La notochorde. — L'organe le plus caractéristique des Chordata est sans aucun doute la notochorde. Le développement ontogénique de cet organe indique probablement qu'il est apparu comme une différenciation de la paroi dorsale de l'archentéron ; il ne convient cependant peut-être pas de faire trop de fonds sur son mode de développement. Les faits embryologiques et atomiques démontrent en tout cas de la manière la plus certaine que les premiers Chordata possédaient cet organe comme squelette axial unique; et aucun groupe d'Inver-

(1) Comme on l'a vu au tome Ier, il y a une ressemblance frappante entre l'histoire du canal neurentérique des Vertébrés et l'histoire du blastopore et de la gouttière ventrale décrits par Kowalevsky dans la larve du *Chiton*. M. A. Sedjwick m'a fait remarquer que la gouttière ciliée ventrale du *Protoneomenia* qui contient l'anus est probablement l'homologue de la gouttière rencontrée chez la larve du Chiton, et non, comme on le suppose d'ordinaire, simplement le pied. Si cette gouttière se transformait en un canal sur les côtés duquel étaient placés les cordons nerveux, il se formerait un canal neurentérique exactement semblable à celui des Vertébrés; je n'entends cependant pas dire qu'il y ait aucune homologie entre les deux (voy. Hubrecht, *Zoologischer Anzeiger*, 1880, p. 589).

(2) Voyez le chapitre des feuillets germinatifs.

tébrés ne peut être regardé sérieusement comme en relations génétiques avec les Chordata jusqu'à ce que l'on ait montré qu'il possède quelqu'organe ou dérivé d'une notochorde ou susceptible de s'être développé en une notochorde. Aucun organe de ce genre n'a encore été reconnu dans aucun groupe invertébré (1).

Fentes branchiales. — Les fentes branchiales, qui sont essentiellement des poches pharyngiennes ouvertes à l'extérieur, constituent des organes extrêmement caractéristiques des Chordata qui ont toujours été prises en considération dans toute comparaison entre les Chordata et les Invertébrés.

Parmi les Invertébrés, des organes incontestablement de même nature ne se rencontrent, à ma connaissance du moins, que chez le *Balanoglossus* où elles ont été découvertes par Kowalevski. La ressemblance dans ce cas est très frappante ; mais quoiqu'il soit très possible que les fentes branchiales du *Balanoglossus* soient en rapport génétique avec celles des Chordata, l'organisation des Chordata est cependant si différente dans son ensemble de celle du *Balanoglossus*, qu'il est impossible dans l'état actuel de nos connaissances d'instituer une comparaison entre les deux groupes.

D'autres organes des Invertébrés ont quelque ressemblance avec les fentes branchiales. Telles sont les fossettes latérales des Némertiens qui paraissent se développer comme des diverticules de l'œsophage qui sont mis en communication avec l'extérieur par une paire de canaux ciliés (voy. tome I).

Semper (n° 256) a fait l'intéressante découverte que, dans le bourgeonnement du *Nais* et du *Chætogaster*, deux masses latérales de cellules dans chacune desquelles peut se former une lumière s'unissent à l'invagination buccale et au tube digestif primitif pour former l'intestin céphalique permanent. Ces masses cellulaires latérales sont regardées par lui comme des canaux branchiaux homologues de quelque manière à ceux des Chordata. Les observations peu nombreuses sur ce sujet qu'il a rapportées ne me paraissent pas appuyer beaucoup son interprétation.

Il est probable que la partie du tube digestif dans laquelle il existe des fentes branchiales était originellement un simple canal imperforé pourvu de parois richement vascularisées, et que la respiration s'y effectuait par l'introduction et l'expulsion alternative de l'eau de mer. Eisig (2) a récemment montré qu'un mode de respiration plus ou moins semblable s'effectue dans la partie antérieure du tube digestif d'un grand nombre de Chétopodes. Cette partie du tube digestif présentait probablement des poches cœcales paires dont les extrémités aveugles étaient en contiguïté avec la peau.

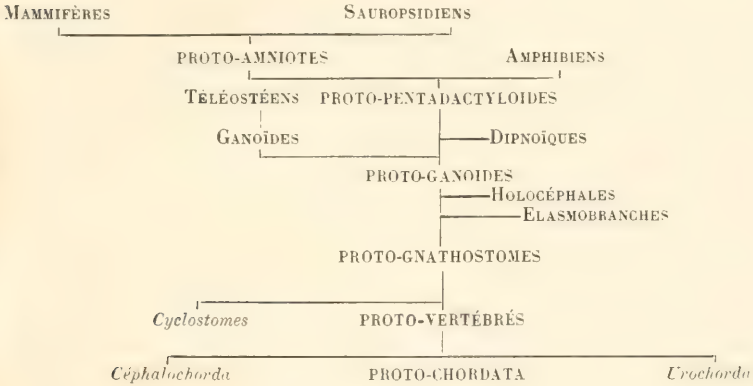
Que l'on suppose que des perforations, mettant ces poches en communication avec l'extérieur, se soient établies, et l'existence d'orifices de la cavité di-

(1) Chez les Chétopodes divers organes ont été interprétés comme des rudiments de la notochorde, mais aucune de ces interprétations ne supporte l'examen.

(2) Ueb. d. Vorkommen eines schwimmblasenähnlichen Organs bei Anneliden (*Mittheil. a. d. zool. Station zu Neapel*, II, 1881).

gestive à l'extrémité des tentacules d'un grand nombre d'Actinies et des diverticules hépatiques de quelques Mollusques nudibranches (*Eolis*, etc.) (1) montre que des perforations de ce genre s'effectuent facilement. Ces perforations étant formées, l'eau qui entre par la bouche sortirait par elles ; et la respiration se localiserait dans les parois des diverticules qui y conduisent ; ainsi serait établi le mode de respiration des Chordata.

Phylogénie des Chordata. — Pour préciser le résultat de ces spéculations sur la phylogénie des Chordata, j'ai tracé le tableau ci-dessous qui montre les relations des groupes actuels des Chordata telles que je les comprends. Un tableau de ce genre ne peut nécessairement pas être construit avec les données embryologiques seulement, et il ne rentre pas dans le cadre de cet ouvrage d'en défendre les parties en détail (2).



On doit supposer que les formes ancestrales des Chordata que l'on peut appeler les Protochordata possédaient une notochorde comme seul squelette axial, une bouche ventrale entourée par des organes de succion, et de très nombreuses fentes branchiales. Deux descendants dégénérés de cette souche persistent encore dans l'*Amphioxus* (Céphalochorda) et les Ascidiens (*Urochorda*).

Les Chordata ancestraux ont probablement donné directement naissance à un groupe qui peut être appelé les Protovertébrés, et dont il ne persiste pas de représentants. Dans ce groupe il existait probablement des arcs neuraux imparfaits, et la bouche ventrale organisée pour la

(1) Les orifices des diverticules hépatiques dans les sacs tapissés par les nématocystes sont décrits par Hancock et Embleton (*Ann. and Mag. of Nat. History*, XV, 1845, p. 82). Von Jhering a aussi récemment décrit ces orifices (*Zool. Anzeiger*, n° 23) et paraît s'attribuer leur découverte.

(2) Dans ce tableau les noms imprimés en grandes capitales sont des groupes hypothétiques. Les autres groupes existent tous à l'époque actuelle, mais ceux imprimés en italique sont probablement dégénérés.

succion sans mandibules ni mâchoires persistait encore. Les fentes branchiales étaient cependant réduites en nombre et pourvues d'arcs branchiaux; une tête secondaire (voy. p. 293) avec cerveau et organes des sens comme ceux des Vertébrés supérieurs était formée.

Les Cyclostomes sont probablement un rameau dégénéré de ce groupe.

Avec le développement des arcs branchiaux et la conversion de l'arc mandibulaire en le squelette des mâchoires, nous arrivons aux Protognathostomes. Les représentants vivants les plus voisins de ce groupe sont les Élasmobranches, qui conservent encore à l'état adulte la bouche située à la face ventrale. Par suite du développement du vitellus nutritif dans l'œuf des Élasmobranches, les premiers stades du développement sont abrégés, et toute trace de bouche adaptée à la succion a presque disparu.

Nous arrivons ensuite à un groupe hypothétique que nous pouvons appeler les Protoganoïdes. Bridge, dans son mémoire sur le *Polyodon* (1) qui contient quelques spéculations très intéressantes sur les affinités des Ganoïdes, a appelé ce groupe les Pneumatocœles, à cause du fait que c'est chez eux qu'on trouve pour la première fois un développement complet de la vessie natatoire, bien qu'il soit possible qu'un rudiment de cet organe sous forme de poches ouvertes sur le côté dorsal de l'extrémité stomacale de l'œsophage existât dans les types antérieurs.

Les Ganoïdes actuels sont des descendants des Protoganoïdes. Quelques-uns d'entre eux en tout cas conservent à l'état larvaire la bouche adaptée à la succion des Protovertébrés, et le mode de formation de leurs feuillets germinatifs, ressemblant comme il le fait à celui de la Lamproie et des Amphibiens, indique probablement qu'ils ne descendent pas de formes à gros vitellus nutritif comme celui des Élasmobranches, et que ce dernier groupe est par conséquent un rameau latéral de l'arbre généalogique principal.

Des deux groupes en lesquels les Ganoïdes peuvent se diviser, il est évident que certains membres de l'un (Téléostoïdes), comme le Lépidostée et l'*Amia*, se rapprochent des Téléostéens qui sans doute sont dérivés des Ganoïdes, tandis que l'autre groupe (Sélachoïdes ou Sturhionens) se rattache de plus près aux Dipnoïques. Le *Polyptère* a montré également des affinités marquées dans cette direction comme les branchies externes de la larve (voy. p. 112).

Les Téléostéens, qui ont en commun une segmentation méroblastique, avaient probablement un ancêtre Ganoïde dont les œufs possédaient une grande quantité de vitellus nutritif. Chez la plupart des Téléostéens actuels, l'œuf a diminué de dimension mais la segmentation mé-

1 *Phil. Trans. roy. Society* 1878 2e partie.

roblastique a été conservée. Il est possible que l'*Amia* soit également un descendant de l'ancêtre Ganoïde des Téléostéens ; mais il n'en est pas ainsi pour le Lépidostée, comme le montre sa segmentation complète.

Les Dipnoïques aussi bien que tous les Vertébrés supérieurs sont des descendants des Protoganoïdes.

Le caractère des membres des Vertébrés supérieurs indique qu'il a a existé un groupe ancestral que l'on peut appeler les Protopentadactyloïdes, dans lequel s'est constitué le nombre pentadactyle ; et que l'ancêtre commun des Amphibiens et des Amniotes appartenait à ce groupe.

Il est possible que les Plésiosauriens et les Ichthyosauriens des temps mésozoïques aient été plus voisins de ce groupe que des Amniotes ou des Amphibiens. Les Protopentadactyloïdes étaient probablement beaucoup plus voisins des Amphibiens que des Amniotes. Ils possédaient certainement la faculté de vivre dans l'eau aussi bien qu'à terre et avaient nécessairement des fentes branchiales persistantes. Il est aussi à peu près certain que leurs œufs n'avaient pas un vitellus très développé, sans quoi le mode de formation des feuillets chez les Amphibiens ne s'expliquerait pas aisément.

Les Mammifères et les Sauropsidiens sont probablement des rameaux indépendants d'une tige commune qui peut être appelée les Protoamniotes.

(249) F. M. Balfour. *A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes*. London, 1878.

(250) A. Dohrn. *Der Ursprung d. Wirbelthiere und d. Princip. d. Functionswechsel*. Leipzig, 1875.

(251) E. Hæckel. *Schöpfungsgeschichte*. Leipzig. *Voy*. aussi Trad. angl. *The History of Creation*. King and Co. London, 1876.

(252) E. Hæckel. *Anthropogenie*. Leipzig. *Voy*. aussi Trad. angl. *Anthropogeny*. Kegan Paul and Co. London, 1878.

(253) A Kowalevsky. Entwicklungsgeschichte d. *Amphioxus lanceolatus* (*Mém. Acad. d. Sciences St-Pétersbourg*, 7e sér., XI. 1867, et *Archiv f. mikr. Anat.*, XIII. 1877).

(254) A. Kowalevsky. Weitere Stud. üb. d. Entwick. d. einfachen Ascidien (*Archiv f. mikr. Anatomie*, VII. 1871).

(255) C. Semper. Die Stammesverwandschaft d. Wirbelthiere u. Wirbellosen (*Arbeit. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, II. 1875).

(256) C. Semper. Die Verwandschaftbeziehungen d. gegliederten Thiere (*Arbeit. a d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, III. 1876-1877).

CHAPITRE XIII

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

I. — MODE DE FORMATION ET HOMOLOGIES DES FEUILLETS GERMINATIFS.

On a déjà vu, dans les chapitres préliminaires de cet ouvrage, que dans les premières phases du développement l'histoire de tous les Métazoaires est la même. Tous proviennent de la coalescence de deux cellules, l'œuf et le spermatozoïde. Le produit de la coalescence, l'œuf fécondé, subit ensuite un phénomène appelé la segmentation dans le cours duquel il se divise dans les cas typiques en une série de cellules uniformes. Un essai a été fait au point de vue de l'évolution, pour expliquer ces phénomènes. L'œuf et le spermatozoïde ont été regardés comme représentant phylogénétiquement deux formes physiologiquement différenciées d'un Protozoaire ; leur coalescence équivalait à une conjugaison : la segmentation subséquente de l'œuf fécondé était la multiplication par division de l'organisme résultant de la conjugaison ; les organismes ainsi formés restant toutefois unis pour former un nouvel organisme à un état d'agrégation plus élevé.

Dans la partie systématique, l'histoire embryologique des Métazoaires a été traitée. Le présent chapitre contient une révision des caractères les plus importants des différentes histoires, essaie de déterminer jusqu'à quel point il y a des traits communs dans l'ensemble de ces histoires, et recherche l'interprétation phylogénétique qu'il convient de donner à ces caractères.

Il y a quelques années qu'une réponse définitive semblait pouvoir être donnée aux questions qui doivent nécessairement être soulevées dans le présent chapitre, mais les résultats des investigations étendues faites durant les dernières années ont montré que cette attente était prématurée et, malgré les nombreuses et précieuses recherches faites dans cette branche de l'embryologie, parmi lesquelles il faut appeler spécialement l'attention sur celles de Kowalevski (n° 277), de Lankester (n°s 278 et 279) et de Hæckel (n° 266), il y a peu d'embryologistes qui oseraient avancer qu'aucune des réponses que l'on peut faire soit autre chose qu'un essai de marche en avant vers la vérité.

Dans les pages suivantes, je chercherai plutôt à résumer les faits

et à faire un examen critique des différentes théories que l'on peut soutenir qu'à présenter dogmaticalement des vues qui me soient propres.

Chez tous les Métazoaires dont le développement a été suivi, le premier processus de différenciation qui suit la segmentation consiste en la division des cellules de l'organisme en deux groupes ou feuillets appelés respectivement l'épiblaste et l'hypoblaste.

Ces deux feuillets furent découverts pour la première fois chez les jeunes embryons de Vertébrés par Pander et Von Baer, et ont depuis conservé le nom de feuillets germinatifs bien que leur nature cellulaire n'ait pas d'abord été reconnue. On a montré qu'avec un troisième feuillet ou mésoblaste, qui apparaît plus tard entre eux, ils présentent dans l'ensemble des Vertébrés des relations constantes avec les organes qui se développent à leurs dépens. Un grand progrès a été fait dans la suite par Remak (n° 287) qui a appliqué avec succès, au problème de l'embryologie des Vertébrés, la théorie cellulaire.

Rathke, dans son mémoire sur le développement de l'Ecrevisse (n° 286), a essayé, il y a très longtemps, d'étendre la doctrine de la dérivation des organes des feuillets germinatifs aux Invertébrés. En 1859, Huxley fit un pas vers l'explication de la nature de ces feuillets en les comparant à l'ectoderme et à l'endoderme des Hydrozoaires ; enfin les brillantes recherches de Kowalevski sur le développement d'un grand nombre de formes d'Invertébrés ont fourni le point de départ des différentes vues sur ce sujet.

La différenciation de l'épiblaste et de l'hypoblaste peut commencer pendant les phases avancées de la segmentation, mais ne s'achève pas en général avant sa terminaison. Non seulement les cellules du blastoderme se différencient en deux couches, mais ces deux couches, dans un très grand nombre d'œufs peu riches en vitellus nutritif, constituent un sac à double paroi, la gastrula (fig. 213), dont les caractères sont trop bien connus pour exiger une nouvelle description. En continuant la spéculation phylogénétique indiquée plus haut, on peut conclure que l'état à deux feuillets de l'organisme représente d'une manière générale le passage de l'état de Protozoaire à celui de Métazoaire. Il est probable que nous pouvons aller plus loin et avancer que la gastrula reproduit plus ou moins fidèlement un stade de l'évolution des Métazoaires permanent chez les Hydrozoaires les plus simples, pendant lequel l'organisme présentait une cavité digestive complètement développée (fig. 213, *b*), tapissée par l'hypoblaste de fonctions digestives et assimilatrices, un orifice

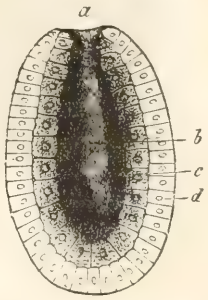


Fig. 213. — Diagramme d'une gastrula (emprunté à Gegenbaur) (*).

(*) *a*, blastopore. — *b*, archentéron. — *c*, hypoblaste. — *d*, épiblaste.

buccal (*a*) et un épiblaste superficiel (*d*). Ces généralisations, qui sont maintenant généralement acceptées, ont sans doute une grande valeur, mais elles laissent sans réponse les questions importantes qui suivent :

1° De quelle manière le Protozoaire composé s'est-il différencié en un Métazoaire ?

2° Y a-t-il des raisons de penser qu'il y ait plusieurs lignes suivant lesquelles les Métazoaires se soient indépendamment détachés des Protozoaires ?

3° Jusqu'à quel point y a-t-il une homologie complète entre les deux feuillets germinatifs primaires dans l'ensemble des Métazoaires ?

Ontogénétiquement le passage de l'œuf segmenté à la condition diploblastique ou à deux feuillets s'effectue suivant une grande variété de processus.

Ces processus peuvent être groupés sous les chefs suivants :

1° **Invagination.** — Sous ce nom on réunit un grand nombre de processus très voisins. Lorsque la segmentation aboutit à la formation d'une blastosphère, une moitié de la blastosphère peut s'enfoncer dans

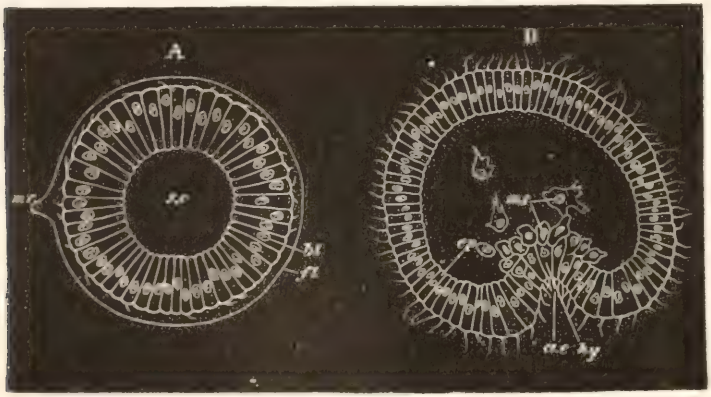


Fig. 214. — Deux stades du développement de l'*Hippotharsia tabulosa* vus en coupe optique (d'après Selenka) (*).

l'autre moitié et constituer ainsi une gastrula (fig. 214 A et B) : ce processus est désigné sous le nom d'invagination embolique. Un autre processus appelé invagination épibolique consiste en ce que les cellules épiblastiques s'étendent autour de l'hypoblaste et l'enveloppent (fig. 215) : ce processus remplace le premier lorsque les cellules hypoblastiques sont si grosses par suite de leur distension par le vitellus nutritif, que leur invagination est mécaniquement impossible.

(*) A, stade blastosphère à la fin de la segmentation. — B, stade gastrula.
m, [illegible] — *hy*, hypoblaste. — *?*, chorion. — *s.c*, cavité de segmentation. — *bl*, blastoderme. — *ep*, épiblaste. — *ms*, cellules amœboïdes dérivées de l'hypoblaste. — *a.e*, archentéron.

On observe en outre diverses modifications spéciales de l'invagination qui ne peuvent être traitées en détail.

L'invagination dans une forme ou dans l'autre se présente dans quelques-uns des membres des groupes suivants : les Dicyémides, les Calcisponges (après le stade amphiblastula) et les Silicisponges, les Cœlentérés, les Turbellariés, les Némertiens, les Rotifères, les Mollusques, les Bryozoaires, les Brachiopodes, les Chétopodes, les Discophores, les Géphyriens, les Chétognathes, les Nématelminthes, les Crustacés, les Echinodermes et les Chordata.

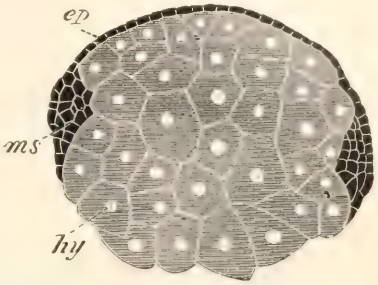


Fig. 215. — Coupe transversale de l'œuf de l'*Euaxes* à un stade avancé du développement (d'après Kowalevsky) (*).

La gastrula des Crustacés est d'un type spécial, comme aussi celles d'un grand nombre de Chordata (Reptiles, Oiseaux, Mammifères) ; mais tout porte à penser que les gastrulas de ces groupes ne sont que des modifications du type normal.

2° **Délamination.** — On peut distinguer trois types de délamination :

a. La délamination où les cellules d'une morula solide se divisent en un épiblaste superficiel et une masse solide centrale dans laquelle se creuse plus tard la cavité digestive (fig. 216).

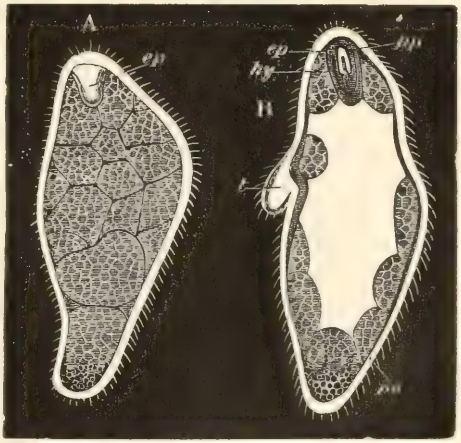


Fig. 216. — Deux stades du développement du *Stephanomia pictum* (d'après Metschnikoff) (**).

b. La délamination où l'œuf segmenté a la forme d'une blastosphère dont les cellules donnent naissance par bourgeonnement à des cellules éparses dans l'intérieur de la vésicule, qui, quoique pouvant former d'abord une masse solide, finissent par se disposer en une couche définie, autour d'une cavité digestive centrale (fig. 217).

c. La délamination où l'œuf segmenté a la forme d'une blastosphère

(*) *ep*, épiblaste. — *ms*, bande mésoblastique. — *hy*, hypoblaste.

(**) A, stade postérieur à la délamination. — *ep*, invagination épiblastique pour former le pneumatocyste. — B, stade plus avancé, après la formation de la cavité gastrique dans l'hypoblaste solide. — *po*, polypite. — *t*, tentacule. — *pp*, pneumatophore. — *ep*, invagination épiblastique pour former le pneumatocyste. — *hy*, hypoblaste entourant le pneumatocyste.

dans les cellules de laquelle le protoplasma est différencié en une portion interne et une portion externe. Par un phénomène subséquent, les portions internes des cellules se séparent des portions externes et

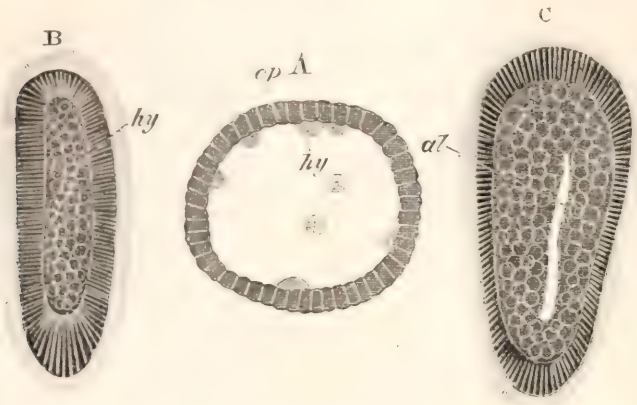


Fig. 217. — Trois stades larvaires de l'*Eucope polystila* (d'après Kowalevsky) (*).

les parois de la blastosphère se divisent ainsi en deux feuillets distincts (fig. 220).

Quoique le troisième de ces processus soit d'ordinaire regardé

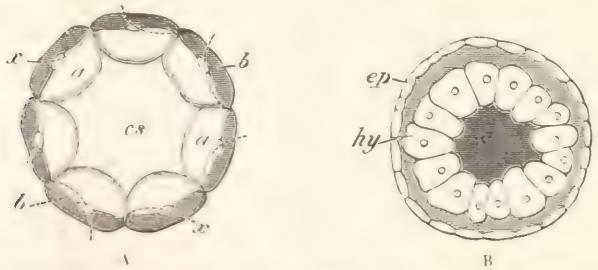


Fig. 218. — Figures diagrammatiques montrent le mode de delamination de l'embryon de *Geryonia* (d'après Fol) (**).

comme le type de la délamination, il ne se présente pas, à ma connaissance du moins, dans la nature, mais est approché de très près chez le *Geryonia* (fig. 218).

Le premier type de délamination se rencontre chez les Cératospon-

(*) A, stade blastosphère avec sphères hypoblastiques se détachant et tombant dans la cavité centrale. — B, stade planula avec hypoblaste solide. — C, stade planula, avec cavité gastrique. — *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste. — *al*, cavité gastrique.

(**) A, commencement de la délamination ; les lignes pointillées montrent les futurs plans de division. — B, Fin de la délamination.

cs, cavité [illegible]. — *a*, endoplasme. — *b*, ectoplasme. — *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste.

ges, quelques Silicisponges (?), chez un grand nombre d'Hydrozoaires et d'Actinozoaires, chez les Némertiens et les Nématelminthes (Gordioïdes ?). Le second type se présente chez un grand nombre de Porifères (Calcisponges — *Ascetta*, — Myxosponges) et chez quelques Cœlentérés et Brachiopodes (*Thecidium*).

La délamination et l'invagination sont incontestablement les deux modes de différenciation des feuillets les plus fréquents, mais il en existe plusieurs autres. En premier lieu, tous les Trachéates (avec l'exception apparente du Scorpion) se développent, autant qu'on le

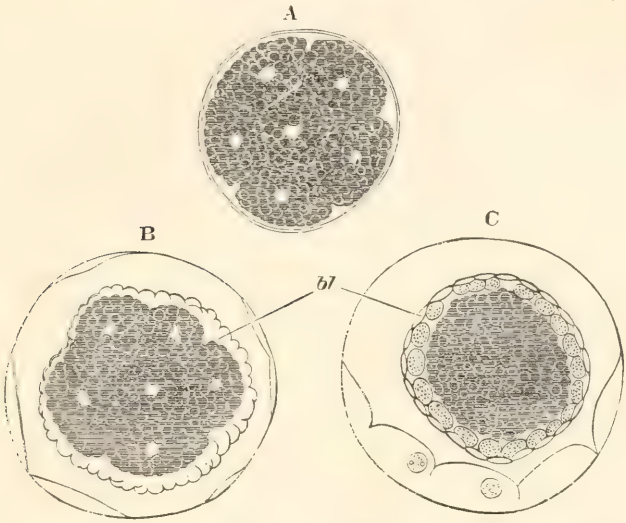


Fig. 219. — Segmentation et formation du blastoderme du *Chelifer* (d'après Metschnikoff) (*).

connaît, suivant un plan propre qui se rapproche de la délamination. Celui-ci consiste dans l'apparition d'une couche superficielle de cellules entourant une masse vitelline centrale qui correspond à l'hypoblaste (fig. 219 et 229). Ce mode de développement pourrait être classé avec la délamination si le premier développement d'un grand nombre de Crustacés n'était pas à peu près le même, tout en étant suivi par une invagination (fig. 223), qui paraît correspondre à l'invagination normale des autres types. Il y a de fortes raisons pour penser que le type de formation de l'épiblaste et de l'hypoblaste chez les Trachéates est *une modification secondaire d'un type d'invagination.*

Le type de quelques Turbellariés (*Stylochopsis ponticus*) et celui du *Nephelis* parmi les Discophores ne peuvent se réduire à un type invaginé.

(*) En A, l'œuf est divisé en segments distincts. En B, sont apparues de petites cellules qui forment un blastoderme enveloppant les grosses spheres vitellines. En C, le blastoderme s'est divisé en deux couches.

Le développement de presque tous les groupes parasites : les Trématodes, les Cestodes, les Acanthocéphales et les Linguatulides et aussi des Tardigrades, des Pycnogonides et de quelques autres petits groupes est trop imparfaitement connu pour être classé soit avec les types de délamination, soit avec les types d'invagination.

Tout le monde admettra, je crois, que si l'un des processus ontogéniques par lesquels la forme de gastrula est atteinte est une répétition du processus par lequel une simple gastrula à deux feuillets a évolué d'un Protozoaire composé, ce processus est très probablement de la nature ou de l'invagination ou de la délamination.

Les questions très discutées qui ont été soulevées autour des théories de la gastrula et de la planula, originellement émises par Hæckel et par Lankester, se réduisent à la simple question de savoir si aucun des processus ontogéniques par lesquels se forme actuellement la gastrula est une répétition de l'origine phylogénique de la gastrula.

Il est très difficile d'apporter des arguments concluants en faveur de l'un ou de l'autre de ces processus. Le fait que des gastrulas par délamination et par invagination coexistent dans plusieurs cas dans le même groupe rend certain qu'il n'y a pas deux phylums de Métazoaires indépendants dérivés respectivement d'une gastrula par invagination et d'une gastrula par délamination (1).

Les quatre cas les plus importants dans lesquels les deux processus coexistent sont les Porifères, les Cœlentérés, les Némertiens et les Brachiopodes. Dans les cas des Porifères et des Cœlentérés, il ne me paraît y avoir aucun moyen de décider lequel de ces processus est dérivé de l'autre ; mais chez les Némertiens et les Brachiopodes, le cas est différent. Dans tous les types de Némertiens où le développement est relativement non abrégé, il y a une gastrula par invagination, tandis que dans les types à développement très abrégé, il y a une gastrula par délamination. Il semble suivre de là qu'une gastrula par délamination a été ici un résultat secondaire d'une abréviation du développement.

Chez les Brachiopodes enfin la plupart des types se développent par un processus d'invagination, tandis que la Thécidie paraît se dévelop-

(1) Il n'est pas difficile d'esquisser un processus possible par lequel la délamination dériverait de l'invagination ; la comparaison de la formation des feuillets internes (mésoblaste et hypoblaste) chez l'*Ascetta* parmi les Éponges, et chez les Échinodermes, montre un mode très simple suivant lequel il est possible de concevoir un passage de la délamination à l'invagination. Chez l'*Ascetta* les cellules qui donnent naissance au mésoblaste et à l'hypoblaste sont bourgeonnées par la paroi interne de la blastosphère, particulièrement en un point, tandis que chez les Échinodermes (fig. 214) il existe un petit sac invaginé qui donne naissance à l'hypoblaste et dont les parois bourgeonnent des cellules amœboïdes qui donnent naissance à une grande partie du mésoblaste. Si nous supposons que les cellules hypoblastiques bourgeonnées en un point chez l'*Ascetta* forment graduellement un sac invaginé, tandis que les cellules mésoblastiques continuent à être bourgeonnées comme auparavant, nous passons du type délaminé de l'*Ascetta* au type invaginé d'un Échinoderme.

per par la délamination; ici aussi le type délaminé paraîtrait être dérivé secondairement du type invaginé.

Si ces considérations sont justifiées, la délamination doit être, dans quelques cas, dérivée secondairement de l'invagination; et ce fait est un argument en faveur de la nature plus primitive de l'invagination; il ne s'en suit toutefois aucunement que le mode suivant lequel les Métazoaires sont dérivés des Protozoaires soit conservé dans le processus d'invagination.

Il ne semble par conséquent pas possible de décider d'une manière définitive en faveur de l'un ou de l'autre de ces processus par une comparaison des cas où ils se présentent dans le même groupe.

La fréquence relative des deux processus nous fournit un autre moyen possible de décider entre eux, et il n'est pas douteux que là encore la balance ne penche en faveur de l'invagination. Il faut toutefois avoir présent à l'esprit que la fréquence du processus d'invagination admet une autre explication possible. Il y a dans le développement une tendance continuelle à l'abréviation et à la simplification, et il est très possible que la fréquente occurrence de l'invagination soit due au fait qu'elle est, dans la plupart des cas, le mode le plus simple par lequel la condition de diploblastique puisse être atteinte. Mais cet argument ne peut avoir que peu de poids jusqu'à ce qu'il puisse être montré dans chaque cas que l'invagination est un processus plus simple que la délamination; et il est rendu improbable par les cas déjà mentionnés où la délamination est dérivée d'une manière secondaire de l'invagination.

Si *dans tous les types* le blastopore avait les mêmes rapports avec la bouche de l'adulte, il y aurait de fortes raisons pour regarder la gastrula invaginée comme une forme ancestrale; mais le fait qu'il est loin d'en être ainsi est un argument de grande valeur en faveur d'une autre explication de la fréquence de l'invagination.

La valeur de cette considération sera mise en lumière par un court résumé de la destinée du blastopore dans les différentes formes.

La destinée du blastopore est si variable qu'il est difficile même de classer les cas qui ont été décrits :

1° Il devient la bouche permanente dans les formes suivantes (1) :

Cœlentérés. — *Pelagia*, *Cerianthus*.

Turbellariés. — *Leptoplana* (?), *Thysanozoon*.

Némertiens. — *Pilidium*, Larves du type de Desor.

Mollusques. — Dans de nombreux exemples de Mollusques excepté les Céphalopodes.

(1) Cette liste est provisoire et les futures recherches montreront probablement qu'un grand nombre de descriptions aujourd'hui acceptées sur la position du blastopore sont inexactes.

Chétopodes. — La plupart des Oligochètes et probablement beaucoup de Polychètes.

Géphyriens. — *Phascolosoma, Phoronis.*

Nématelminthes. — *Cucullanus.*

2° Il se ferme dans la position où se formera plus tard la bouche :

Cœlentérés. — *Cténophores* (?).

Mollusques. — Dans de nombreux exemples de la plupart des groupes de Mollusques, excepté les Céphalopodes.

Crustacés. — *Cirripèdes* (?), quelques *Cladocères* (*Moina*) (?).

3° Il devient l'anus permanent :

Mollusques. — *Paludina.*

Chétopodes. — *Serpula* et quelques autres types.

Échinodermes. — Presque tous, excepté les Crinoïdes.

4° Il se ferme au point où se formera plus tard l'anus :

Échinodermes. — *Crinoïdes.*

5° Il se ferme en un point qui ne correspond pas, ou que l'on ne sait pas correspondre (1), soit avec la future bouche soit avec l'anus :

Poriféres. — *Sycandra.*

Cœlentérés. — *Chrysaora*, Aurelia*.*

Némertiens*. — Quelques larves qui se développent sans métamorphose.

Rotiféres*.

Mollusques. — *Céphalopodes.*

Bryozoaires*.

Brachiopodes. — *Argiope, Terebratula, Terebratulina.*

Chétopodes. — *Euaxes.*

Discophores. — *Clepsine.*

Géphyriens. — *Bonellia*.*

Chétognathes.

Crustacés. — *Décapodes.*

Chordata.

Les formes qui ont été réunies dans le dernier groupe varient considérablement dans le caractère du blastopore. Dans quelques cas, le fait qu'il ne coïncide ni avec la bouche ni avec l'anus paraît dû simplement à la présence d'une grande quantité de vitellus nutritif. Les cas des Céphalopodes, de l'Euaxes et peut-être de la Clepsine et de la Bonellie doivent s'expliquer de cette manière : dans toutes ces formes, excepté la Bonellie, le blastopore a la forme d'une fente allongée sur la face ventrale. Ce type de blastopore est caractéristique des Mollusques en général, des Bryozoaires, des Nématelminthes et très probablement des Chétopodes et des Discophores. Chez les Chétognates (fig. 224 B) le blastopore est situé, autant qu'il peut être déterminé, en arrière du futur anus. Chez un grand nombre de Décapodes, le blastopore est situé en arrière de l'anus, mais non loin de lui. Chez les Chordata, il est

(1) Les formes dans lesquelles la position du blastopore par rapport à la bouche ou à l'anus n'est pas connue sont marquées d'un astérisque.

aussi situé en arrière de l'anus et, fait remarquable, reste, dans un grand nombre de formes, quelque temps en connexion avec le canal neural par un canal neurentérique.

Les variations considérables du caractère de la gastrula indiquées dans ce sommaire montrent que, si les gastrulas telles que nous les observons dans les différents types ont des caractères ancestraux, ces caractères ne peuvent être que de la nature la plus générale. La considération de quelques cas frappants mettra ce fait en évidence. Le blastopore chez les Mollusques a la forme d'une fente allongée s'étendant sur la face ventrale de la bouche à l'anus. Chez les Échinodermes c'est un pore étroit qui persiste pour former l'anus. Chez la plupart des Chétopodes c'est un pore qui persiste pour former la bouche, mais dans quelques cas l'anus. Chez les Chordata c'est un pore situé en arrière qui s'ouvre à la fois dans l'archentéron et dans le canal neural.

Il n'est évidemment pas question d'expliquer toutes les différences comme étant en rapport avec les caractères des formes ancestrales. Un grand nombre d'entre elles ne peuvent être considérées que comme des adaptations secondaires pour les besoins du développement.

La gastrula épibolique des Mammifères (voy. p. 199 et 273) est un exemple plus frappant encore d'un processus embryonnaire secondaire et n'est pas dérivée directement de la gastrula des Chordata inférieurs. Son apparition a probablement été en rapport avec la perte du vitellus nutritif qui a eu lieu lorsque le fœtus a acquis une nutrition placentaire. La gastrula épibolique du Scorpion, des Isopodes et d'autres Arthropodes paraît être aussi une gastrula dérivée. Ces exemples de gastrulas secondaires ne sont probablement pas isolés et doivent nous avertir de ne pas ajouter trop d'importance à la fréquente occurrence de l'invagination.

La grande influence du vitellus nutritif sur les premiers phénomènes du développement peut trouver de nombreux exemples, particulièrement chez les Chordata (voy. chapitre XI).

Si les descendants d'une forme dont les œufs renferment une grande quantité de vitellus nutritif venaient à produire des œufs avec peu de vitellus nutritif, le type de formation des feuillets germinatifs qui en résulterait ne serait aucunement le même que celui des ancêtres des formes à vitellus nutritif très abondant, mais probablement quelque chose de très différent comme chez les Mammifères. Parmi les innombrables générations d'ancêtres de la plupart des formes existantes, des oscillations de ce genre dans la quantité du vitellus nutritif doivent avoir eu lieu dans un grand nombre de cas.

Toutes ces considérations conduisent à l'opinion que la formation de l'hypoblaste par invagination, telle qu'elle se présente dans un grand nombre de formes à l'époque actuelle, peut dans beaucoup de cas n'avoir point de signification phylogénétique spéciale, et que l'argu-

ment tiré de la fréquence en faveur de l'invagination opposée à la délamination n'a pas une importance du premier ordre.

Une troisième méthode possible pour décider entre la délamination et l'invagination consisterait à rechercher lequel de ces processus se présente dans les formes les plus primitives. Si les formes primitives s'accordaient dans le type de leur développement, cet argument pourrait avoir quelque poids. Somme toute, la délamination est sans doute caractéristique de beaucoup de types primitifs, mais l'occurrence non rare de l'invagination à la fois chez les Cœlentérés et les Porifères, deux groupes que, de toute part, on admet parmi les plus primitifs, enlève à cet argument beaucoup de la valeur qu'il pourrait avoir autrement.

En résumé, considérant le fait à peu près indiscutable que les deux processus dont on vient de faire l'histoire ont eu dans beaucoup de cas une origine purement secondaire, on ne peut mettre en avant aucun argument valable pour montrer que l'un ou l'autre d'eux reproduisent le passage des Protozoaires aux Métazoaires ancestraux à deux feuillets. Ces conclusions ne jettent aucun doute cependant sur le fait que la gastrula, quel qu'ait été son mode d'évolution, soit une forme de Métazoaire primitive ; puisque cette conclusion est fondée sur l'existence actuelle de formes gastrula adultes, indépendamment de leur occurrence dans le développement.

Bien que l'embryologie ne nous fournisse pas actuellement une réponse définitive à la question de la manière dont les Métazoaires se sont développés aux dépens des Protozoaires, il convient néanmoins de passer en revue quelques-uns des processus suivant lesquels on peut concevoir que ce passage se soit effectué.

En s'appuyant sur des considérations purement *à priori*, il y a, à mon avis, plus à dire en faveur de l'invagination que de toute autre hypothèse.

Dans cette hypothèse, nous pouvons supposer que la colonie de Protozoaires en cours de conversion en Métazoaire avait la forme d'une blastosphère, et qu'à l'un des pôles de cette blastosphère est apparue une dépression. Nous pouvons supposer encore que les cellules tapissant cette dépression aient présenté le caractère amœboïde et aient été le siège de la digestion tandis que les autres cellules étaient probablement ciliées. On peut supposer enfin que la digestion se soit d'abord effectuée dans l'intérieur des cellules comme chez les Protozoaires ; mais à mesure que la dépression devenait plus profonde (afin d'accroître la surface des cellules nutritives et de retenir les aliments), une sécrétion digestive a probablement commencé à être fournie par les cellules qui la limitaient, et le mode de digestion généralement caractéristique des Métazoaires a été ainsi maugure. On peut noter qu'un type de digestion intracellulaire semblable à celui des Protozoaires persiste chez les Porifères et paraît aussi se présenter chez un grand nombre de Cœlentérés, de Turbellaries, etc., quoique dans la plupart de ces cas les deux modes de digestion semblent exister simultanément (1).

(1) J. Parker. On the Histology of Hydra fusca. *Quart. Jour. of Micr. Science*, XX.

Un autre mode hypothétique de transition, qui s'accorde avec la délamination, a été mis en avant par Lankester, et est représenté dans la figure 220. Il suppose qu'au stade blastosphère, le liquide occupant le centre de la colonie a acquis des propriétés digestives spéciales ; les extrémités internes des cellules ayant à ce stade des propriétés un peu différentes de celles de la partie externe, l'aliment étant toutefois encore ingéré par la surface des cellules (fig. 220, 3). A un stade plus avancé du processus les portions internes des cellules se sont séparées pour former l'hypoblaste ; tandis que les aliments encore ingérés sous la forme de particules solides, par les cellules superficielles, traversaient leur protoplasma pour arriver dans la cavité digestive

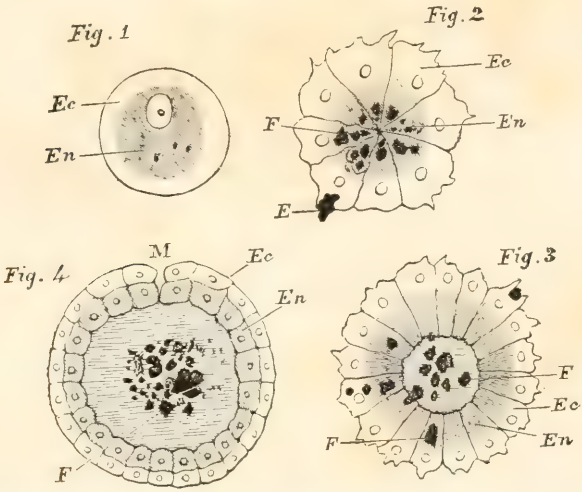


Fig. 220. — Diagramme montrant la formation d'une gastrula par délamination (emprunté à Lankester) (*).

centrale. Plus tard enfin (fig. 220, 4) l'ingestion des aliments s'est localisée en un point où il s'est formé une bouche.

La principale objection que l'on puisse faire à l'opinion de Lankester est qu'elle présuppose un type de délamination qui ne se présente pas dans la nature, excepté chez le *Geryonia*.

Metschnikoff a proposé une troisième hypothèse sur la délamination. Il part, comme auparavant, d'une blastosphère ciliée ; puis il suppose que les cellules de ses parois ont bourgeonné des cellules dans la cavité centrale comme chez l'*Eucope* (fig. 217) et perdu leurs cils. Ces cellules donnent naissance à un parenchyme interne, siège d'une digestion intracellulaire. A un stade plus avancé, une cavité digestive est supposée s'être formée. Cette

1880) ; El. Metschnikoff. Ueb. die intracellulare Verdauung. bei Cœlenteraten (*Zoologischer Anzeiger*, III. 1880, et Lankester. On the intracellular digestion and endoderm of *Limnocodium* (*Quart. Journ. of micr. Science*, XXI. 1881).

(*) 1, œuf. — 2. œuf en segmentation. — 3, commencement de la délamination après l'apparition d'une cavité centrale. — 4. délamination complète ; la bouche se forme en M. — Dans les figures 1, 2 et 3 : *Ec*, ectoplasma et *En*, entoplasma. — Dans la figure 4 : *Ec*, épiblaste : *En*, hypoblaste.

hypothèse sur le passage de l'état de Protozoaire à l'état de Métazoaire, quoique improbable à mon avis, s'accorde bien avec l'ontogénie des Hydrozoaires inférieurs.

J'ai enfin émis moi-même une autre vue dans le chapitre sur les Porifères (1), tendant à admettre que la larve amphiblastula des Calcisponges peut être une forme de transition entre les Protozoaires et les Métazoaires, composée d'un hémisphère de cellules amœboïdes nutritives et d'un hémisphère de cellules ciliées. L'absence d'une forme larvaire de ce genre chez les Cœlentérés ou chez les Métazoaires supérieurs est opposée cependant à ce que l'on regarde cette larve comme une forme de transition excepté pour les Porifères.

Il est évident que tant qu'il y a une incertitude complète sur la valeur à attacher aux premiers phénomènes du développement, il n'est pas possible de décider d'après ces phénomènes s'il n'y a qu'un seul phylum de Métazoaires, ou s'il ne peut pas y en avoir deux ou plusieurs. Il paraît toutefois y avoir de forts arguments pour regarder les Porifères comme un phylum de Métazoaires dérivé indépendamment des Protozoaires. Cela me semble démontré :

1° Par les particularités larvaires frappantes des Porifères;

2° Par le développement précoce du mésoblaste chez les Porifères, qui contraste fortement avec l'absence de ce feuillet chez les embryons de la plupart des Cœlentérés ;

3° Et avant tout par les caractères remarquables du système de canaux digestifs.

Un autre argument dans la même direction est fourni par le fait que les feuillets germinatifs des Éponges ne correspondent très probablement pas physiologiquement aux feuillets germinatifs des autres types. Les faits embryologiques ne sont pas suffisants pour décider si la larve amphiblastula doit, comme il a été suggéré plus haut, être regardée comme l'ancêtre larvaire des Porifères.

Homologies des feuillets germinatifs. — La troisième des questions à discuter ici est jusqu'à quel point il y a une homologie complète entre les deux feuillets germinatifs primaires dans l'ensemble des Métazoaires.

Comme il y a des Métazoaires avec seulement deux feuillets germinatifs, et d'autres Métazoaires avec trois ; et comme, ainsi qu'on le verra dans le paragraphe suivant, le troisième feuillet ou mésoblaste ne peut être regardé que comme un dérivé de l'un ou des deux feuillets primaires, il est évident qu'il n'existe pas une homologie complète entre les deux feuillets germinatifs primaires.

D'un autre côté, il ne me paraît guère permis de douter qu'il n'y ait une homologie générale.

Les feuillets primaires sont d'ordinaire en continuité l'un avec

(1) Tome Ier.

l'autre près de l'orifice ou des deux (lorsque tous deux existent) orifices de la cavité digestive.

En général une portion orale et une portion anale du tube digestif, le stomodæum et le proctodæum, sont dérivés de l'épiblaste; mais les limites de ces deux régions sont si variables, quelquefois même dans des formes très voisines, qu'il est difficile d'éviter de conclure qu'il existe entre l'épiblaste et l'hypoblaste une zone frontière qui paraît appartenir par son développement dans quelques formes à l'épiblaste et dans d'autres formes à l'hypoblaste. S'il n'en est pas ainsi, il est nécessaire d'admettre qu'il y a des cas où une grande partie du tube digestif est phylogénétiquement un organe épiblastique. Dans quelques Isopodes, par exemple, le stomodæum et le proctodæum donnent naissance à presque tout le tube digestif avec ses appendices, à l'exception du foie.

L'origine du mésoblaste. — Un état diploblastique de l'organisme a précédé, comme nous l'avons vu, l'état triploblastique. L'épiblaste à l'état diploblastique était, comme le montrent des formes telles que l'Hydre, le feuillet spécialement sensoriel et protecteur, tandis que l'hypoblaste était le feuillet sécréteur et assimilateur; les deux feuillets donnant naissance à des éléments musculaires. Il ne faut cependant pas supposer que chez les premiers ancêtres diploblastiques il y ait eu une différenciation complète de fonctions, mais il est à penser que les deux feuillets primaires conservaient une faculté indéfinie de se développer en n'importe quelle forme de tissus (1).

Le fait que l'état triploblastique est plus récent que l'état diploblastique prouve d'une manière concluante que le mésoblaste est un dérivé de l'un des feuillets primaires ou de tous les deux. Chez les Cœlentérés nous pouvons voir naître réellement, des deux feuillets primaires, diverses formes de tissus qui dans les types plus élevés sont dérivés du mésoblaste (2). Ce fait, aussi bien que des conditions générales *à priori*, prouve d'une manière concluante que le *mésoblaste n'est pas apparu à*

(1) Les Hertwig (n° 270) ont par exemple montré que des organes nerveux se développent dans l'hypoblaste chez les Actinozoaires et d'autres Cœlentérés.

(2) Il y a dans l'usage des noms pour les feuillets embryonnaires une confusion considérable; dans quelques cas, des tissus différents formés par des différenciations des feuillets primaires ont été appelés mésoblaste. Schultze et plus récemment les Hertwig ont montré les inconvénients de cette nomenclature. Dans le cas des Cœlentérés, il est difficile de décider dans certains cas (*Sympodium*) si les cellules qui donnent naissance à un tissu particulier de l'adulte doivent être regardées comme formant un mésoblaste, c'est-à-dire une couche moyenne non différenciée de cellules, ou si elles dérivent, comme éléments histologiquement différenciés, de l'un des feuillets primaires. L'essai de distinguer par une nomenclature spéciale l'épiblaste et l'hypoblaste après et avant la séparation du mésoblaste, qui a été fait par Allen Thomson (n° 1), ne paraît pas pouvoir être appliqué d'une manière constante, quoiqu'il convienne de distinguer un hypoblaste primaire et un hypoblaste secondaire. Il ne me paraît pas être nécessaire d'adopter la proposition faite par les Hertwig d'adopter les noms spéciaux pour les membranes limitantes interne et externe de l'adulte, et pour la masse d'organes interposés.

l'origine comme une masse de cellules indépendantes entre les deux feuillets primaires, mais que primitivement il s'est peu à peu montré par des différenciations des deux feuillets et que son état embryonnaire de feuillet indépendant de cellules non différenciées est un état secondaire déterminé par la tendance générale à une simplification du développement et à un retard de la différenciation histologique (1).

Les Hertwig ont récemment essayé (n° 271) de distinguer deux types de différenciation du mésoblaste, une différenciation directe des cellules épithéliales primitives et une différenciation aux dépens des cellules primitivement indépendantes plongées dans la matière gélatineuse qui sépare les deux feuillets primaires.

Il est très possible que cette distinction puisse être bien fondée, mais on n'a encore fourni aucune preuve concluante de l'occurrence du second processus. Les Cténophores sont le type sur lequel on s'appuie spécialement, mais la pénétration précoce dans le tissu gélatineux des cellules qui plus tard deviennent musculaires est très probablement une abréviation embryonnaire, et il est très possible que ces cellules puissent être dérivées phylogénétiquement de cellules épithéliales pourvues de prolongements contractiles pénétrant dans le tissu gélatineux.

La conversion de cellules conjonctives non embryonnaires en cellules musculaires dans les types les plus élevés a été décrite, mais il faudrait des preuves beaucoup plus évidentes pour l'accepter comme une occurrence commune.

Outre les groupes probablement dégradés des Dicyémides et des Orthonectides, les Cœlentérés sont le seul groupe où il n'existe pas toujours un mésoblaste véritable. En d'autres termes, les Cœlentérés sont le seul groupe où on ne trouve pas chez l'embryon un groupe de cellules non différenciées aux dépens duquel se développent la majorité des organes situés entre l'épiderme et l'épithélium digestif.

Les organes qui dérivent invariablement, dans les formes triploblastiques, du mésoblaste, sont les systèmes vasculaire et lymphatique, le système musculaire, la plus grande partie du tissu conjonctif et les systèmes excréteur et génital (?). D'un autre côté, le système nerveux (avec quelques exceptions peut-être) et les organes des sens, l'épithélium de la plupart des glandes et quelques organes conjonctifs exceptionnels, comme, par exemple, la notochorde, se développent aux dépens des deux feuillets primaires.

Le fait que la première série d'organes dérive invariablement du mésoblaste permet d'établir les deux propositions suivantes :

1° *Que, avec la différenciation du mésoblaste comme un feuillet distinct*

(1) Les causes qui déterminent un retard de différenciation histologique seront étudiées dans la seconde partie de ce chapitre, qui traite des caractères larvaires et des formes larvaires.

par le processus exposé antérieurement, les deux feuillets primaires ont perdu en très grande partie la faculté qu'ils possédaient primitivement de donner naissance à des différenciations tissulaires musculaires et conjonctives (1), *à l'épithélium des organes excréteurs et aux cellules génitales;*

2° *Que le mésoblaste dans l'ensemble des Métazoaires triploblastiques, en tant que ces formes sont descendues d'un ancêtre triploblastique commun, est une formation homologue.*

La seconde proposition résulte de la première. Le mésoblaste ne peut avoir cessé d'être homologue dans l'ensemble des Triploblastiques que par des additions provenant des deux feuillets primaires, et l'existence de ces additions est rendue impossible par la première proposition.

Ces deux propositions corrélatives peuvent n'être qu'approximativement vraies, car il est possible que des observations futures viennent à montrer que les différenciations des deux feuillets primaires ne sont pas si rares qu'on l'a supposé jusqu'ici.

Ranvier (2) a trouvé que les muscles des glandes sudoripares se développent aux dépens de la partie interne de la couche de cellules épiblastiques invaginées pour former ces glandes.

Götte (3) décrit les cellules épiblastiques de la larve de Comatule comme étant à un certain stade contractiles et les compare aux cellules épithélio-musculaires de l'Hydre. Ces cellules paraissent se transformer dans la suite en une simple formation articulaire.

Il est en outre très possible que de nouvelles différenciations des deux feuillets primaires soient apparues après l'établissement de l'état triploblastique, et que, par un processus de simplification du développement et de ségrégation précoce, comme l'appelle Lankester, elles aient cessé de pouvoir être distinguées du mésoblaste normal. Malgré ces exceptions il est probable que la plus grande partie du système musculaire de toutes les formes triploblastiques existantes est dérivée du système musculaire de l'ancêtre ou des ancêtres, s'il y a plus d'un phylum, des Triploblastiques. Pour les autres tissus il y a quelques cas qui pourraient être regardés comme des exemples d'un organe primitivement développé dans l'un des deux feuillets primaires, qui serait reporté d'une manière secondaire dans le mésoblaste. La notochorde a été quelquefois citée comme un organe de ce genre; mais, comme on l'a vu dans un chapitre précédent, il est probable que son origine hypoblastique peut toujours être démontrée.

(1) Le test (tunique) conjonctif des Tuniciers, quoique dérivé de l'épiblaste, n'est pas en réalité un exemple d'une différenciation de ce genre.

(2) L. Ranvier, Sur la structure des glandes sudoripares (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 29 décembre 1879).

(3) A. Götte, Vergleich. Entwick. d. *Comatula mediterranea* (*Archiv für mikr. Anat.*, vol. XII, p. 597).

Le système nerveux, quoique plongé dans les formations mésoblastiques chez les adultes de tous les Triploblastiques supérieurs, conserve avec une constance merveilleuse son origine épiblastique, tout en se séparant d'ordinaire de l'épiblaste avant sa différenciation histogénique. Chez les Céphalopodes et quelques autres Mollusques cependant, les observations tendent à prouver qu'il se développe dans le mésoblaste. Si les observations futures confirment ces conclusions, ce sera un excellent exemple d'un changement dans le feuillet aux dépens duquel un organe se développe (1). L'explication d'un tel changement serait exactement la même que celle déjà donnée pour le mésoblaste dans son ensemble.

Le mode de formation originel des différents tissus qui chez les véritables formes triploblastiques se développent dans le mésoblaste peut être observé chez les Cœlentérés (2). Dans ce groupe l'épiblaste et l'hypoblaste donnent l'un et l'autre naissance à des éléments musculaires et conjonctifs, et, quoique la plus grande partie du système nerveux se forme dans l'épiblaste, il semble certain que dans quelques types des nerfs peuvent être dérivés de l'hypoblaste (3). Ces faits sont extrêmement intéressants, mais il est loin d'être certain que l'on puisse en tirer directement aucune conclusion relativement à l'origine réelle du mésoblaste dans les formes triploblastiques, tant que nous ne savons pas de quelles formes diploblastiques, les Triploblastiques sont dérivés. Tout ce qu'ils prouvent est que tous les éléments constituants du mésoblate peuvent être dérivés de l'un ou de l'autre des feuillets primitifs.

Pour obtenir plus de lumière sur l'origine du mésoblaste, il faut se reporter à son mode actuel de développement.

Le sommaire suivant indique les modes de développement du mésoblaste les plus importants :

1° Il naît des bords des lèvres du blastopore comme une paire de bandes qui s'enfonce dans l'œuf. Dans ces cas il peut dériver de cellules nettement hypoblastiques, de cellules nettement épiblastiques, ou de cellules qui ne peuvent pas être regardées comme appartenant à l'un ou à l'autre feuillet.

Mollusques. — Gastéropodes, Céphalopodes et Lamellibranches. Chez les

(1) Les Hertwig soutiennent qu'il y a une partie distincte du système nerveux qui est différenciée originellement dans le mésoblaste dans un grand nombre de types, entre autres chez les Mollusques. Les faits favorables à cette opinion sont extrêmement peu nombreux et elle me paraît fort improbable.

(2) Le lecteur est renvoyé pour ce sujet aux beaux mémoires récemment publiés par les Hertwig (particulièrement au n° 270). L'exposé général du sujet, tome I, était écrit avant l'apparition du mémoire des Hertwig.

(3) Il serait intéressant de connaître l'histoire des divers organes nerveux que l'on rencontre dans les parois du tube digestif chez les formes supérieures. J'ai montré (*Development of Elasmobranch Fishes*, p. 172) que les parties centrales du système sympathique dérivent de l'épiblaste. Il serait néanmoins utile d'étudier le développement du plexus d'Auerbach.

Gastéropodes, les Céphalopodes et les Lamellibranches, le mésoblaste naît quelquefois d'une paire de cellules situées aux lèvres du blastopore, quoique très probablement il reçoive dans la suite des éléments de l'épiblaste ; chez

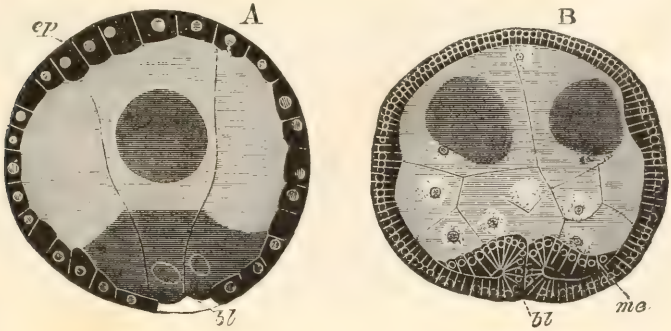


Fig. 221. — Gastrula épibolique de Bonellie (d'après Spengel) (*).

les Céphalopodes il apparaît comme un cercle de cellules autour du bord du blastoderme.

Bryozoaires entoproctes. — Il provient d'une paire de cellules situées aux lèvres du blastopore.

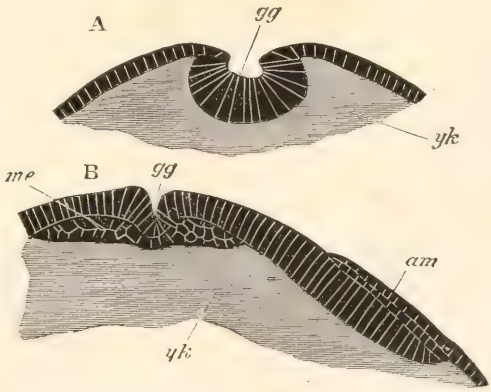


Fig. 222. — Deux coupes transversales de l'embryon de l'*Hydrophilus piceus* (d'après Kowalevsky) (**).

Chétopodes. — *Euaxes.* — Il apparaît comme un bourrelet cellulaire aux lèvres du blastopore (fig. 215).

Géphyriens. — Bonellie. — Il apparaît (fig. 221) comme une involution des lèvres épiblastiques du blastopore.

(*) A, stade dans lequel les quatre cellules hypoblastiques sont presque entièrement entourées par l'épiblaste. — B, stade postérieur au commencement de la formation du mésoderme par un repli des lèvres du blastopore. — *ep*, épiblaste. — *me*, mésoblaste. — *bl*, blastopore.

(**) A, coupe d'un embryon au stade représenté dans la figure 189, B (t. I), au point où les deux plis germinatifs sont le plus rapprochés.

B, coupe d'un embryon un peu plus avancé que dans la figure 189, D (t. I), dans la région antérieure où l'amnios ne s'est pas complètement refermé au-dessus de l'embryon. — *gg*, gouttière germinative. — *me*, mésoblaste. — *am*, amnios. — *yk*, vitellus.

Nématelminthes. — Cucullan. — Il s'étend en arrière à partir des cellules hypoblastiques du blastopore persistant comme orifice oral.

Trachéates. — Insectes. — Il s'enfonce dans l'œuf en partant des lèvres de la gouttière germinative (fig. 222) qui probablement représente les restes d'un blastopore. Une partie du mésoblaste dérive aussi probablement des cellules vitellines. Un mode de développement du mésoblaste semblable quoique plus modifié se rencontre également chez les Aranéides (fig. 229).

Crustacés. — Décapodes. — Il naît en partie des lèvres hypoblastiques du blastopore et en partie des cellules vitellines (fig. 223).

2° Le mésoblaste se développe aux dépens des parois de diverticules creux de l'archentéron dont les cavités deviennent la cavité générale.

Brachiopodes. — Les parois d'une paire de diverticules forment le mésoblaste tout entier.

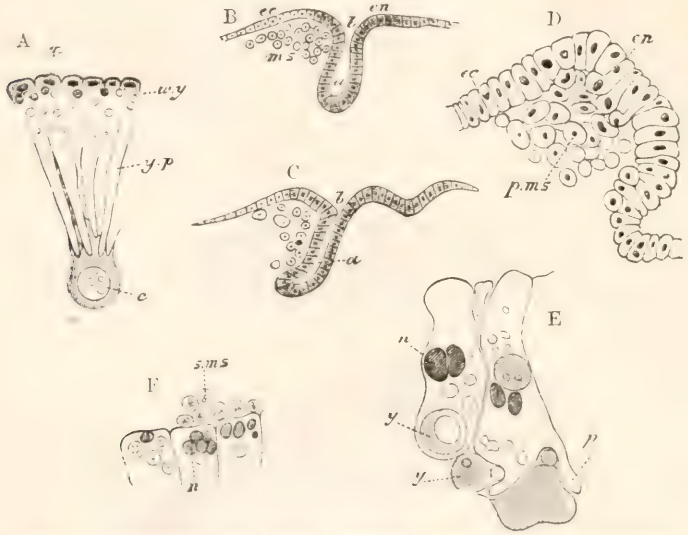


Fig. 223. — Développement de l'*Astacus* (emprunté à Parker d'après Reichenbach) (*).

Chétognathes. — Le mésoblaste se développe de la même manière que chez les Brachiopodes (fig. 224).

Échinodermes. — Le revêtement de la cavité péritonéale se développe aux

(*) A, coupe d'une partie de l'œuf pendant la segmentation. — *n*, noyaux. — *wy*, vitellus blanc. — *yp*, pyramides vitellines. — *c*, masse vitelline centrale.

B et C, coupes longitudinales pendant le stade gastrula. — *a*, archentéron. — *b*, blastopore. — *ms*, mésoblaste. — *ec*, épiblaste. — *en*, hypoblaste ombré pour le distinguer de l'épiblaste.

D, lèvre antérieure du blastopore fortement grossie pour montrer la dérivation du mésoblaste primaire de la paroi de l'archentéron. — *p.ms*, mésoblaste primaire. — *ec*, épiblaste. — *en*, hypoblaste.

E, deux cellules hypoblastiques montrant l'absorption amœboïde des sphères vitellines. — *y*, vitellus. — *n*, noyau. — *p*, expansion en forme de pseudopodes.

F, cellules hypoblastiques donnant naissance par production endogène au mésoblaste secondaire (*s.ms*). — *n*, noyaux.

dépens des parois de diverticules de l'archentéron, mais la plus grande partie du mésoblaste dérive des cellules amœboïdes bourgeonnées par les parois de l'archentéron (fig. 225).

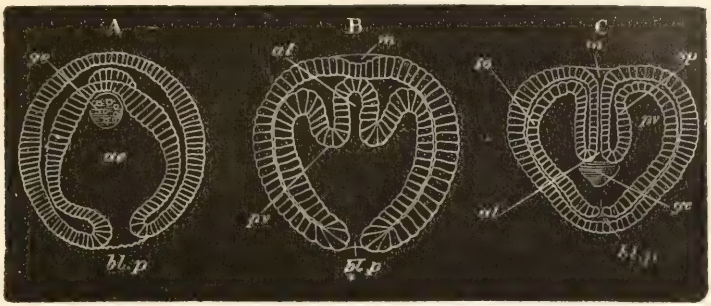


Fig. 224. — Trois stades du développement de la *Sagitta* (A et C d'après Bütschli, B d'après Kowalevsky). Les trois embryons sont représentés dans la même position (*).

Entéropneustes (*Balanoglossus*). — La cavité générale dérive de diverticules digestifs dont les parois donnent naissance à la plus grande partie du mésoblaste.

Chordata. — Des diverticules archentériques pairs donnent naissance au mésoblaste tout entier chez l'*Amphioxus* (fig. 226) et le mode de formation du mésoblaste chez les autres Chordata en est probablement dérivé d'une manière secondaire.

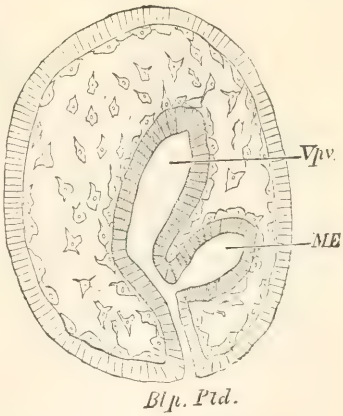


Fig. 225. — Coupe longitudinale d'un embryon du *Cucumaria doliolum* à la fin du quatrième jour (**).

3° Les cellules qui doivent former le mésoblaste se distinguent de très bonne heure et ne peuvent pas être regardées comme naissant d'une manière définie de l'un ou de l'autre des feuillets primaires.

Turbellariés. — *Leptoplana* (fig. 227). *Planaria polychroa?*

Chétopodes. — Lombric.

Discophores.

Il est très possible que les cas cités sous ce chef doivent plutôt appartenir au premier groupe.

4° Les cellules mésoblastiques se détachent de l'épiblaste.

(*) A, stade de gastrula. — B, stade postérieur ; l'archentéron primitif commence à se diviser en trois parties dont les deux latérales sont destinées à former le mésoblaste. — C, stade plus avancé ; l'invagination buccale *b* est en continuité avec la cavité digestive et le blastopore s'est fermé. — *m*, bouche. — *al*, tube digestif. — *ae*, archentéron. — *bl.p*, blastopore. — *pv*, cavité périviscérale. - *sp*, mésoblaste splanchnique. — *so*, mésoblaste somatique. — *ge*, organes génitaux.

(**) *Vpv*, vésicule vaso-péritonéale. — *ME*, mésentéron. — *Blp.Ptd*, blastopore, proctodæum.

Némertiens. — Larves de Desor. Le mésoblaste est décrit comme se détachant des quatre disques invaginés.

5° Le mésoblaste se détache de l'hypoblaste.

Némertiens. — Quelques-uns des types sont à métamorphoses.

Mollusques. — Scaphopodes. — Il dérive des cellules latérales et ventrales de l'hypoblaste.

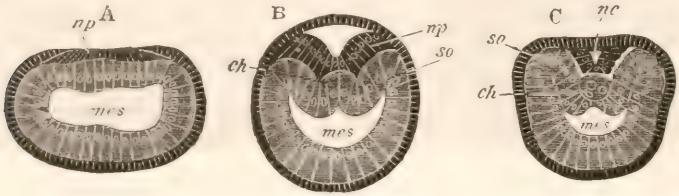


Fig. 226. — Coupes de l'embryon de l'*Amphioxus* à trois stades (d'après Kowalevsky) (*).

Géphyriens. — Phascolosome.

Vertébrés. — Chez la plupart des Ichthyopsidiens, le mésoblaste dérive de l'hypoblaste (fig. 228). Dans quelques types (la plupart des Amniotes), le mé-

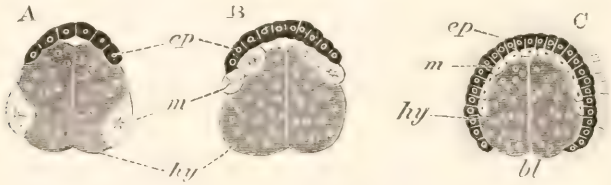


Fig. 227. — Coupes de l'œuf de *Leptoplana tremellaris* à trois stades du développement (d'après Hallez) (**).

soblaste peut être décrit comme naissant aux lèvres du blastopore (ligne primitive).

6° Le mésoblaste dérive des deux feuillets primaires.

Trachéates. — Aranéides (fig. 229). Il dérive en partie de cellules détachées de l'épiblaste et en partie des cellules vitellines; mais il est probable que décrire le mésoblaste comme dérivé des deux feuilles primaires n'est exact qu'en apparence et que la dérivation d'une partie du mésoblaste des cellules vitellines ne doit pas être interprétée comme une dérivation hypoblastique.

(*) A, stade gastrula.
B, coupe d'un embryon un peu plus jeune que celui représenté dans la figure 2 D.
C, coupe de la partie antérieure d'un embryon au stade représenté dans la figure 2 F.
np, plaque neurale. — nc, canal neural. — mes, archenteron en A et B, mésenteron en C. — ch, notochorde. — so, somite mésoblastique.

(**) ep, épiblaste. — m, mésoblaste. — hy, cellules vitellines (hypoblaste). — bl, blastopore.

Amniotes. — La dérivation du mésoblaste des Amniotes des deux feuillets primaires est sans aucun doute un processus secondaire.

Les conclusions à tirer de ce sommaire sont loin de ce que l'on pouvait prévoir. Les Cœlentérés devaient en effet nous faire supposer par analogie que le mésoblaste dériverait en partie de l'épiblaste et en partie de l'hypoblaste. Il n'en est cependant pas ainsi dans la plupart des cas, bien que peut-être des investigations plus complètes montreront que les cas où le mésoblaste a une origine mixte sont plus nombreux que ne le fait supposer ce sommaire.

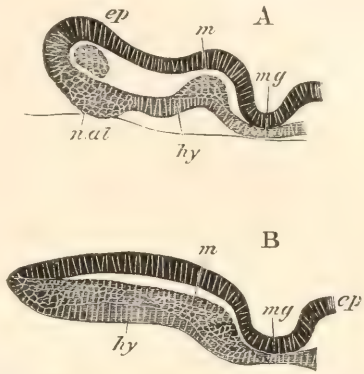


Fig. 228. — Deux coupes transversales d'un embryon du même âge que celui de la figure 22 (*).

J'ai essayé de réduire les types de développement du mésoblaste à six ; mais il n'est pas toujours aisé de distinguer le premier des quatre derniers. De ces six types le second est incontestablement le plus remarquable. La formation de diverticules creux de l'archentéron dont les cavités donnent naissance à la cavité générale ne peut s'expliquer qu'en supposant que la cavité générale des types qui présentent ces diverticules provient originellement de diverticules séparés du tube digestif. Le revêtement épithélial des diverticules, l'épithélium péritonéal, est évidemment une partie de l'hypoblaste primitif, et cette partie du mésoblaste a une origine nettement hypoblastique.

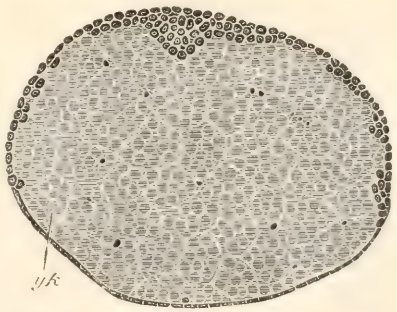


Fig. 229. — Coupe de l'embryon d'*Agelena labyrinthica* (**).

Chez les Chétognathes (*Sagitta*), les Brachiopodes et l'*Amphioxus*, le mésoblaste tout entier dérive des parois des diverticules ; mais chez

(*) A, coupe dans la région antérieure. — B, coupe dans la région postérieure.
mg, sillon médullaire. — *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste. — *n.al*, cellules formées autour des noyaux du vitellus qui ont pénétré dans l'hypoblaste. — *m*. mésoblaste. Ces coupes montrent l'origine du mésoblaste.

(**) Cette coupe est empruntée à un embryon du même âge que celui représenté dans la figure 216 A (t. I), la plaque ventrale est à la partie supérieure. Sur la plaque ventrale on voit un épaississement en forme de carène qui donne naissance à la principale masse du mésoblaste.
yk, vitellus divisé en grosses cellules polygonales dans plusieurs desquelles on voit les noyaux.

les Échinodermes les parois des diverticules donnent seulement naissance à l'épithélium vasopéritonéal, le reste du mésoblaste dérivant de cellules amœboïdes qui se détachent des parois de l'archentéron avant la formation des diverticules vaso-péritonéaux (fig. 214 et 225).

Laissant pour le moment la question des conclusions à déduire de ces faits relativement à l'origine du mésoblaste, il est important de déterminer jusqu'à quel point les faits embryologiques nous autorisent à supposer que dans l'ensemble des formes triploblastiques la cavité générale provient de diverticules de la cavité digestive. Il n'est guère douteux que le mode d'apparition du mésoblaste chez un grand nombre de Vertébrés sous la forme de deux plaques solides détachées de l'hypoblaste dans lesquelles il se développe secondairement une cavité, soit une abréviation du processus qui s'observe chez l'*Amphioxus;* mais ce processus, chez quelques formes de Vertébrés, se rapproche de l'involution du mésoblaste aux lèvres du blastopore.

Il est par conséquent très probable que les involutions paires du mésoblaste aux lèvres du blastopore peuvent être dérivées originellement d'une paire de diverticules archentériques. Ce processus de formation du mésoblaste est, comme on peut le voir en se reportant au sommaire, le plus fréquent, puisqu'il comprend les Chétopodes, les Mollusques, les Arthropodes, etc. (1).

S'il n'y a pas de difficultés dans l'hypothèse que la cavité générale puisse être dérivée d'une paire de diverticules entériques dans les formes où il existe une cavité générale, il est au contraire très difficile de maintenir cette hypothèse pour les formes qui n'ont pas de cavité générale distincte des diverticules digestifs.

Les Platyelminthes sont les plus frappants de ces types. Il est, sans aucun doute, possible qu'une cavité générale ait existé chez les Platyelminthes et ait disparu ; le cas des Discophores, qui ressemblent aux Platyelminthes par leurs tissus musculaire et conjonctif comme par l'absence d'une cavité générale, peut être cité en faveur de cette opinion, puisque étant intimement alliés aux Chétopodes, il est presque certain qu'ils sont descendus d'ancêtres possédant une véritable cavité générale. L'opinion générale sur le caractère primitif des Platyelminthes, opinion fondée sur des raisons très sérieuses, est toutefois très opposée à l'idée de la disparition d'une cavité générale.

(1) L'occurrence fréquente de ce processus a été notée d'abord par Rabl ; il a émis toutefois une modification particulière de la gastræa-théorie pour laquelle je renvoie le lecteur à son mémoire (n° 284) ; d'après cette théorie le mésoblaste est dérivé d'une zone de cellules de la blastosphère au point d'union des cellules qui s'invagineront et des cellules épiblastiques. Dans la blastosphère bilatérale dont il soutient que sont dérivées toutes les formes supérieures (Bilateralia), ces cellules avaient une disposition bilatérale, d'où l'origine bilatérale du mésoblaste. L'origine du mésoblaste aux lèvres du blastopore s'explique par la position de ces cellules-mères dans la blastosphère. Il est à peine besoin de dire que les vues mises en avant sur le mode probable d'origine du mésoblaste, fondées sur l'analogie des Cœlentérés, sont absolument incompatibles avec les théories de Rabl.

Si la forme observée par Kowalevski (1) est réellement intermédiaire entre les Cœlentérés et les Platyelminthes, il y aura de fortes raisons pour admettre que les Platyelminthes sont, comme les Cœlentérés, des formes dont les ancêtres ne possédaient pas de cavité.

Peut-être les Triploblastiques sont-ils composés de deux groupes : un groupe ancestral (les Platyelminthes) où il n'y a pas de cavité générale distincte de la cavité digestive, et un groupe descendu du premier, où deux des diverticules digestifs se sont séparés pour former une cavité générale (les autres Triploblastiques) ; quoi qu'il en soit, ces considérations sont suffisantes pour montrer combien il y a encore d'obscurité même dans l'histoire de la cavité générale.

Si l'embryologie ne résout pas complètement les questions qui viennent d'être soulevées relativement à la cavité générale, il est bien moins à espérer encore qu'elle réponde d'une manière satisfaisante aux questions relatives à l'origine du mésoblaste. Il est évident en premier lieu, en se reportant au sommaire donné plus haut, que le processus de développement du mésoblaste est, dans toutes les formes supérieures, très abrégé et très modifié. Non seulement sa différenciation est relativement retardée, mais le plus souvent il n'apparaît pas, comme il a dû le faire à l'origine, en une lame plus ou moins continue détachée des parties de l'un ou des deux feuillets primaires. Il naît dans le plus grand nombre des cas de l'hypoblaste, et bien que les considérations énoncées plus haut nous empêchent d'attacher une grande importance à ce mode d'origine, cependant la dérivation du mésoblaste des parois de diverticules archentériques est favorable à l'opinion que le tout, ou au moins la plus grande partie du mésoblaste, s'est formée primitivement par un processus de différenciation histogénique des parois de l'archentéron ou plutôt de diverticules de ces parois. Cette opinion émise originellement par moi (n° 260) paraît à première vue très improbable, mais si la description des Hertwig (n° 270) d'un système musculaire hypoblastique très développé chez les Actinozoaires est fondée, elle ne peut pas être rejetée comme impossible. Lankester (n° 279), d'un autre côté, a soutenu que le mode d'origine du mésoblaste chez les Echinodermes est plus primitif, et que les cellules amœboïdes qui donnent ici naissance aux tissus musculaire et conjonctif représentent des cellules qui originellement naissaient de toute la surface interne de l'épiblaste. Il est cependant à noter que même chez les Echinodermes les cellules amœboïdes naissent réellement de l'*hypoblaste ;* leur mode d'origine peut, par conséquent, venir à l'appui de l'opinion que la plus grande partie du système

(1) *Zoologischer Anzeiger*, n° 52, p. 140. Cette forme a été appelée par Kowalevsky *Cœloplana Metschnikowii*. La description de Kowalevsky paraît toutefois compatible avec l'opinion que cette forme est un Cténophore rampant, nullement allié aux Tubellariés.

musculaire des types supérieurs est dérivée de l'hypoblaste primitif.

Les modifications considérables qui ont eu lieu dans le mode de développement du mésoblaste seraient plus intelligibles dans cette hypothèse que dans celle que la plus grande partie du mésoblaste est dérivée primitivement de l'épiblaste. La présence du vitellus nutritif est beaucoup plus fréquente dans l'hypoblaste que dans l'épiblaste, et c'est un fait bien connu qu'une grande partie des modifications des premiers phénomènes du développement sont dues au vitellus nutritif. Si, par conséquent, le mésoblaste est dérivé de l'hypoblaste, on peut s'attendre à l'introduction dans son premier développement de beaucoup plus de modifications que s'il était dérivé de l'épiblaste. En outre, l'origine hypoblastique du mésoblaste aiderait à expliquer comment il se fait que le développement du système nerveux est presque toujours beaucoup moins modifié que celui du mésoblaste, et pourquoi le système nerveux n'est pas, comme on aurait pu le supposer par analogie, développé, d'ordinaire secondairement, dans le mésoblaste.

Les Hertwig ont récemment émis dans leur très intéressant mémoire (n° 271) l'opinion que les Triploblastiques doivent être divisés en deux phylums, les Entérocœles et les Pseudocœles; le premier groupe comprenant les Chétopodes, les Géphyriens, les Brachiopodes, les Nématodes, les Arthropodes, les Échinodernes, les Entéropneustes et les Chordata, et le second les Mollusques et les Bryozoaires, les Rotifères et les Platyelminthes.

Les Entérocœles sont les formes chez lesquelles les diverticules digestifs primitifs ont donné naissance à la cavité générale, tandis que la plus grande partie du tissu musculaire est dérivée des parois épithéliales de ces diverticules, une partie de ce système étant cependant aussi dérivée, dans un grand nombre de cas, des cellules amœboïdes appelées par eux mésenchyme, par le processus de différenciation mésoblastique mentionné à la page 322.

Chez les Pseudocœles le système musculaire s'est différencié de cellules du mésenchyme, et la cavité générale, si elle existe, n'est qu'un clivage du mésenchyme.

Il m'est impossible d'essayer ici d'exposer d'une manière complète les vues originales et suggestives contenues dans ce mémoire, et de leur faire justice. Je ne peux cependant pas en accepter la conclusion générale. Les opinions des Hertwig ont pour principale base la supposition qu'il est possible de distinguer histologiquement les cellules musculaires dérivées de cellules épithéliales de celles qui sont dérivées de cellules du mésenchyme. J'admets volontiers que dans un grand nombre de cas et en particulier chez les Chordata les cellules musculaires conservent des traces évidentes de leur dérivation de cellules épithéliales; mais je ne crois pas que les caractères histologiques d'une cellule musculaire puissent jamais permettre de conclure à son origine non épithéliale, ou que sa dérivation chez l'embryon d'une cellule amœboïde indifférente soit une preuve qu'elle n'est pas dérivée à l'origine d'une cellule épithéliale.

Je pense, en résumé, qu'il s'est produit dans le développement du méso-

blaste des modifications secondaires si considérables qu'il n'est pas possible d'en tirer des conclusions définies comme le pensent les Hertwig.

Pour appuyer l'opinion que les caractères précoces des cellules embryonnaires n'indiquent pas sûrement leur origine phylogénétique, je relèverai les faits suivants :

1° Chez les Porifères et un grand nombre de Cœlentérés (*Eucope polystyla*, *Geryonia*, etc.) l'hypoblaste (endoderme) dérive de cellules qui, selon les vues des Hertwig, devraient être classées comme mésenchyme;

2° Dans un grand nombre de cas des muscles qui ont phylogénétiquement une origine épithéliale incontestable, sont ontogénétiquement dérivés de cellules qui devraient être classées comme mésenchyme : les muscles de la tête, chez tous les Vertébrés supérieurs où les cavités céphaliques ont disparu, sont des exemples de ce genre; les muscles de Trachéates, notamment des Aranéides, doivent également être placés dans cette catégorie;

3° Les Mollusques sont considérés par les Hertwig comme des Pseudocœles typiques. Un examen critique du premier développement du mésoblaste dans ces formes démontre cependant que pour le développement du mésoblaste ils doivent être classés dans le même groupe que les Chétopodes. Le mésoblaste (tome Ier) apparaît nettement comme deux bandes de cellules qui, du blastopore, s'enfoncent dans l'œuf, et dans quelques formes (Paludine, tome Ier, fig. 115) se divisent en une lame splanchnique et une lame somatique séparées par une cavité générale. Tous ces processus, dans les autres cas, sont considérés comme indiquant des affinités entérocœles.

La conversion subséquente des éléments mésoblastiques en cellules amœboïdes d'où se forment des muscles ramifiés est, à mon avis, simplement due à ce que le corps mou des Mollusques est enfermé dans une coquille résistante.

En outre, je peux faire remarquer que la distinction entre Pseudocèles et Entérocèles ne se soutient plus dans le cas des Discophores et que les Hertwig n'ont pas essayé d'une manière sérieuse de discuter les caractères de ce groupe au point de vue de leur théorie et que la dérivation des muscles des Échinodermes de cellules du mésenchyme est une difficulté traitée d'une manière très légère.

II. — FORMES LARVAIRES ; LEUR NATURE, LEUR ORIGINE ET LEURS AFFINITÉS.

Considérations préliminaires. — On peut distinguer d'une manière générale deux types de développement, un type fœtal et un type larvaire. Dans le type fœtal, les animaux subissent tout ou la plus grande partie de leur développement dans l'œuf ou dans le corps du parent et éclosent sous une forme ressemblant beaucoup à la forme adulte; dans le type larvaire, au contraire, ils éclosent à un stade moins avancé du développement, sous une forme différant plus ou moins de la forme adulte, et atteignent l'état adulte ou par une série de modifications graduelles, ou par une métamorphose plus ou moins considérable.

L'application des données de l'embryologie à la morphologie, pour être satisfaisante, exige que nous sachions jusqu'à quel degré le développement est resté un tableau de l'histoire ancestrale. S'il n'intervenait pas de modifications secondaires, ce tableau serait parfait ; il est, par conséquent, de la première importance pour l'embryologiste, d'étudier la nature et l'extension des modifications secondaires qui paraissent devoir vraisemblablement se présenter dans l'état fœtal ou dans l'état larvaire.

Les principes qui gouvernent la perpétuation des variations qui se produisent dans l'état larvaire ou l'état fœtal sont les mêmes que pour l'état adulte. Les variations favorables à la survivance de l'espèce ont la même tendance à se perpétuer, à quelque période de la vie qu'elles se produisent, pourvu que ce soit avant la perte de la faculté de reproduction. La nature possible et l'extension des modifications secondaires qui peuvent s'être produites dans l'histoire du développement de formes qui ont une longue existence larvaire ou qui naissent presque à l'état définitif, sont déterminées essentiellement par la nature des variations favorables qui peuvent se produire dans chaque cas.

Lorsque le développement est un développement fœtal, les variations favorables qui peuvent le plus facilement se réaliser sont ou des abréviations du développement ou une augmentation dans la quantité du vitellus nutritif destiné à l'usage de l'embryon en voie de développement. Les abréviations sont dues à ce que le développement direct est toujours plus simple et, par conséquent, plus avantageux ; et comme le fœtus n'a pas à mener une existence indépendante avant la naissance, et que pendant ce temps il est nourri par le vitellus nutritif ou directement par le parent, il n'y a pas de cause physiologique pour empêcher les caractères de tout stade du développement *qui a une importance fonctionnelle dans une existence libre, mais non dans une existence fœtale*, de disparaître de l'histoire ontogénique. Tous les organes de locomotion et de nutrition non nécessaires à l'adulte devront évidemment, pour ce motif, avoir une tendance à disparaître ou au moins à être réduits dans les cas de développement fœtal ; et un peu de réflexion suffira à montrer que les stades ancestraux du développement des systèmes nerveux ou musculaire, des organes des sens et du système digestif seront sujets à disparaître ou à être modifiés *toutes les fois qu'une simplification pourra ainsi être effectuée*. Les systèmes circulatoire et excréteur ne seront pas modifiés au même degré parce que l'un et l'autre sont d'ordinaire fonctionnels pendant la vie fœtale.

Les effets mécaniques du vitellus nutritif sont très considérables et l'on trouvera de nombreux exemples de son action dans les premiers chapitres de cet ouvrage (1). Il affecte principalement les premiers

(1) En particulier, tome II, chapitre XI.

stades du développement, c'est-à-dire la forme de la gastrula, etc.

Les variations favorables qui peuvent se réaliser dans l'état larvaire libre sont beaucoup moins limitées que chez le fœtus. Les caractères secondaires sont, par conséquent très nombreux chez les larves, et il peut même y avoir des larves qui aient uniquement des caractères secondaires, comme par exemple les larves des Insectes.

La susceptibilité qu'ont des larves d'acquérir des caractères secondaires est contre-balancée par une influence puissante tendant à conserver les caractères ancestraux, en ce que les larves sont nécessairement obligées, à tous les stades de leur développement, de conserver à un état fonctionnel au moins les systèmes d'organes qui sont nécessaires pour une existence libre et indépendante. Il résulte de là que malgré un grand nombre de causes tendant à produire des changements secondaires dans les larves, il y a toujours plus de chance pour les larves de répéter, sous une forme non abrégée, leur histoire ancestrale que pour les embryons qui subissent leur développement dans l'œuf.

On peut noter en outre comme un fait favorable à la persistance relative chez les larves des caractères ancestraux, qu'un stade larvaire secondaire doit moins vraisemblablement se répéter dans le développement qu'un stade ancestral, car il y a toujours une forte tendance pour le premier, qui n'est qu'un anneau intercalé secondairement dans la chaîne du développement, à disparaître par un *retour* au type de développement originel.

Les chances relatives, pour l'histoire ancestrale, d'être préservée chez le fœtus ou chez la larve, peuvent être résumées de la manière suivante : il y a plus de chances pour que l'histoire ancestrale soit *perdue* dans les formes qui se développent dans l'œuf et pour qu'elle soit *masquée* dans celles qui éclosent à l'état de larves.

Les faits fournis par les formes existantes confirment d'une manière incontestable ces considérations *a priori* (1). Cela est mis en évidence par une étude du développement des Échinodermes, des Némertiens, des Mollusques, des Crustacés et des Tuniciers. Les larves libres des quatre premiers groupes sont beaucoup plus semblables entre elles que les embryons qui se développent directement, et comme on ne peut pas supposer que cette similitude soit due à ce que les larves ont été modifiées par des conditions biologiques absolument semblables,

(1) On sait depuis longtemps que les formes terrestres et d'eau douce se développent sans métamorphose beaucoup plus fréquemment que les formes marines ; cela doit probablement s'expliquer par le fait que les espèces terrestres et d'eau douce n'ont pas la même faculté de se répandre sur un espace considérable par le moyen de larves libres, et qu'il y a par conséquent beaucoup moins d'avantages dans l'existence de ces larves ; tandis que le fait que des larves sont beaucoup plus susceptibles d'être dévorées que des œufs qui sont cachés ou transportés par le parent pourrait rendre un stade larvaire absolument désavantageux.

elle doit être due à ce qu'elles ont conservé des caractères ancestraux communs. Dans le cas des *Tuniciers* les larves libres conservent beaucoup plus complètement que les embryons certains caractères que l'on sait être ancestraux, tels que la notochorde, le canal cérébro-spinal, etc.

Types de larves. — Bien qu'il n'y ait pas de raison de supposer que toutes les formes larvaires soient ancestrales, il semble cependant raisonnable de prévoir qu'un certain nombre des types larvaires connus doivent retenir les caractères des ancêtres des phylums les plus importants du règne animal.

Avant d'examiner en détail les titres des différentes larves à un caractère de ce genre, il est nécessaire de considérer un peu plus longuement le genre de variations qui doivent le plus vraisemblablement s'effectuer dans les formes larvaires.

Il est probable *a priori* qu'il y a deux sortes de larves, des larves primaires et des larves secondaires ; les larves primaires sont des formes ancestrales plus ou moins modifiées qui ont continué d'une manière non interrompue à se développer comme larves libres depuis le temps où elles constituaient la forme adulte de l'espèce. Les larves secondaires sont celles qui ont été introduites dans l'ontogénie d'espèces dont les jeunes éclosaient originellement avec les caractères de l'adulte ; de telles larves secondaires peuvent devoir leur origine à une diminution du vitellus nutritif de l'œuf et au commencement plus précoce de l'existence libre qui en résulte, ou à une simple modification adaptative du jeune récemment éclos. Les formes larvaires secondaires peuvent ressembler aux formes larvaires primaires dans les cas où les caractères ancestraux avaient persisté chez l'embryon à l'intérieur de l'œuf ; mais dans les autres cas leurs caractères sont probablement entièrement adaptatifs.

Causes tendant à produire des modifications secondaires chez les larves. — Les modes d'action de la sélection naturelle sur les larves peuvent probablement être divisés plus ou moins artificiellement en deux classes :

1° Les modifications du développement produites directement par l'existence d'un stade larvaire ;

2° Les changements adaptatifs dans une larve acquis dans le cours ordinaire de la lutte pour l'existence.

Les changements du premier groupe consistent essentiellement dans une modification de l'ordre du développement de certains organes. Il y a toujours dans le développement une tendance à reculer la différenciation des cellules embryonnaires en tissus définis à un moment aussi tardif que possible. Cette tendance a pour but de permettre aux changements de forme que chaque organe subit en répétant, même d'une manière abrégée, son histoire phylogénétique, de s'effectuer

avec le moins de dépense d'énergie possible. De cette tendance, il résulte que lorsqu'un organisme éclot à l'état de larve, un grand nombre d'organes sont encore à un état non différencié, bien que la forme ancestrale représentée par cette larve ait eu tous ses organes complètement différenciés. Cependant pour que la larve puisse exister comme un organisme indépendant, certaines séries d'organes, telles que les systèmes, musculaire nerveux et digestif, doivent être différenciées histologiquement. Si la période de vie fœtale est raccourcie, une différenciation précoce de certains organes en est une conséquence nécessaire, et dans presque tous les cas l'existence d'un stade larvaire détermine un déplacement dans l'ordre de développement des organes, la différenciation complète d'un grand nombre d'organes étant retardée relativement aux systèmes musculaire, nerveux et digestif.

Les modifications possibles du second groupe paraissent être illimitées. Il n'y a à mes yeux aucune raison pour qu'un nombre indéfini d'organes ne puissent se développer chez les larves pour les protéger contre leurs ennemis et pour les mettre en état de lutter avec les larves des autres espèces, etc. La seule limite à ce développement paraît être la brièveté de la vie larvaire qui ne doit pas être prolongée vraisemblablement puisque, toutes choses égales d'ailleurs, plus vite la maturité est atteinte, plus l'espèce a de chances de se perpétuer.

Un examen très superficiel des larves marines montre que certains caractères sont communs à la plupart d'entre elles, et il est important de déterminer jusqu'à quel point ces particularités doivent être regardées comme adaptatives. Presque toutes les larves marines sont pourvues d'organes de locomotion bien développés et ont le corps transparent. Ces deux caractères sont précisément ceux qu'il est le plus essentiel pour ces larves de posséder. Les organes de locomotion sont importants pour permettre aux larves de se répandre aussi loin possible et de disséminer ainsi l'espèce ; et la transparence est très importante en rendant les larves invisibles et par conséquent moins exposées à servir de proie à leurs nombreux ennemis (1).

Ces considérations, réunies au fait que presque tous les animaux nageurs qui n'ont pas d'autres moyens spéciaux de protection sont transparents, semblent indiquer que la transparence des larves au moins est adaptative, et il est probable que les organes de locomotion sont, dans un grand nombre de cas, spécialement développés et non ancestraux.

Divers prolongements épineux chez des larves de Crustacés et de

(1) La phosphorescence d'un grand nombre de larves est très irrégulière, j'aurais supposé que la phosphorescence les aurait exposées davantage à être capturées par les formes qui en font leur nourriture ; et il est difficile de voir quel avantage elle peut leur procurer.

Téléostéens sont aussi des exemples d'organes de protection acquis secondairement.

Ces considérations générales suffisent à fournir une base pour la discussion des caractères des types de larves connus.

Le tableau suivant contient une liste des plus importantes de ces formes larvaires :

Dicyémides. — La larve Infusoriforme (t. I, fig. 62).

Porifères. — (*a*). La larve Amphiblastula (fig. 230) avec une moitié du corps

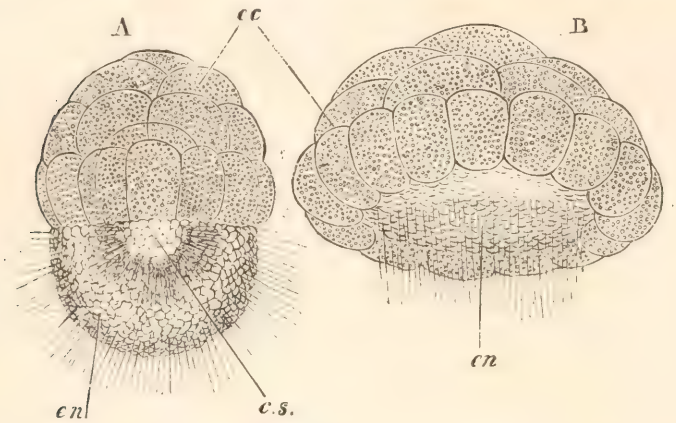


Fig. 230. — Deux stades libres du développement du *Sycandra raphanus* (emprunté à F. E. Schultze) (*).

ciliée et l'autre moitié dépourvue de cils. (*b*) Une larve ovale uniformément ciliée qui peut être solide ou avoir la forme d'une vésicule.

Cœlentérés. — La Planula (fig. 231).

Turbellariés. — (*a*) La larve à huit lobes de Müller (fig. 237). (*b*) Les larves de Goëtte et de Metschnikoff avec quelques caractères de Pilidium.

Némertiens. — Le Pilidium (fig. 236).

Trématodes. — La Cercaire.

Rotifères. — Les larves en forme de Trochosphères du *Brachionus* (fig. 232) et du *Lacinularia*.

Mollusques. — La larve Trochosphère (fig. 233) et le stade véligère subséquent (fig. 234).

Brachiopodes. — La larve à trois lobes avec une couronne ciliée postorale (fig. 235).

Bryozoaires. — Une forme larvaire avec une seule couronne ciliée entourant la bouche et une couronne ou un disque cilié aboral (fig. 244).

Chétopodes. — Diverses formes larvaires avec un grand nombre de caractères semblables à ceux de la Trochosphère des Mollusques, souvent avec des

(*) A, stade amphiblastula. — B, stade postérieur après que les cellules ciliées ont commencé à s'invaginer. — *cs*, cavité de segmentation. — *ec*, cellules granuleuses destinées à former l'épiblaste. — *en*, cellules ciliées qui s'invaginent pour former l'hypoblaste.

bandes transversales distinctes. Elles sont divisées en atroques, mésotroques, télotroques (fig. 241 A et 242), polytroques et monotroques (fig. 241 B).

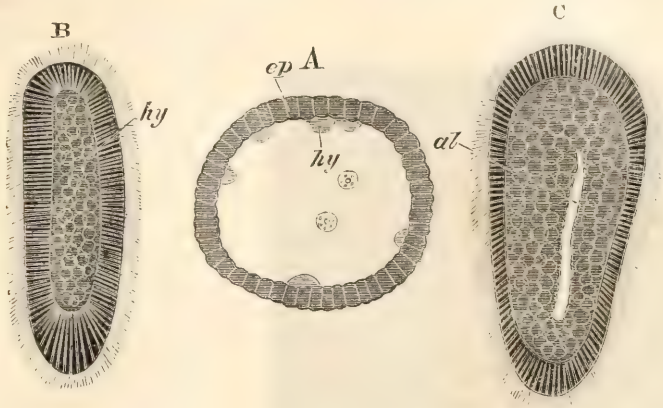


Fig. 231. — Trois stades larvaires de l'*Eucope polystila* (d'après Kowalevsky) (*).

Géphyriens nus. — Formes larvaires analogues à celles des groupes précédents. Une larve spécialement caractéristique est celle de l'Échiure (fig. 243).

Géphyriens tubicoles. — Actinotroque (fig. 246) avec un cercle postoral de bras ciliés.

Myriapodes. — Une forme larvaire fonctionnellement hexapode est commune à tous les Chilognates.

Insectes. — Diverses formes larvaires secondaires.

Crustacés. — Le Nauplius (t. I, fig. 230) et la Zoé (t. I, fig. 228).

Échinodernes. — L'Auricularia (fig. 239 A), la Bipinnaria (fig. 239 B), le Pluteus (fig. 240) et la larve annelée transversalement des Crinoïdes ; les trois premières peuvent être réduites à un type commun (fig. 247 C).

Entéropneustes. — La Tornaria (fig. 245).

Urochorda (Tuniciers). — La larve en têtard (t. II, fig. 8).

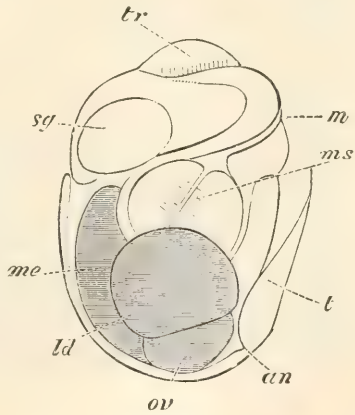


Fig. 232. — Embryon de *Brachionus urceolaris* peu après l'éclosion (d'après Salensky) (**).

Ganoïdes. — Une larve avec un disque et des papilles adhésives en avant de la bouche (fig. 8).

Amphibiens anoures. — Le Têtard (fig. 74).

(*) A, stade blastosphère avec sphères hypoblastiques se détachant et tombant dans la cavité centrale — B, stade planula avec hypoblaste solide. — C, stade planula avec cavité gastrique. — *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste. — *al*, cavité gastrique.

(**) *m*, bouche. — *ms*, appareil masticateur. — *me*, mésentéron. — *an*, anus. — *ld*, glande latérale. — *ov*, ovaire. — *t*, queue. — *tr*, disque rotateur. — *sg*, ganglion sus-œsophagien.

Parmi les formes larvaires comprises dans cette liste, un certain nombre sont probablement sans affinités en dehors du groupe auquel elles appartiennent. Tel est le cas des larves des Myriapodes, des Crustacés et des formes larvaires des Chordata. Je laisserai ces formes hors de considération.

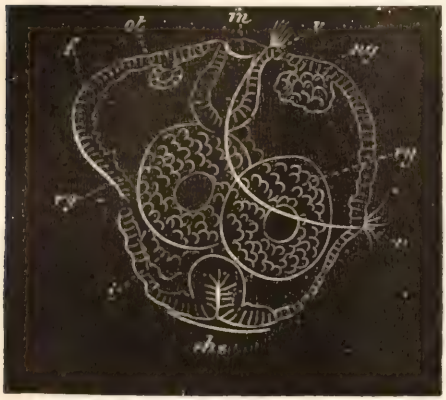


Fig. 233. — Diagramme d'un embryon de *Pleurobranchidium* (emprunté à Lankester (*).

Il y a encore certaines formes larvaires auxquelles on trouvera peut-être une importance, mais dont il est impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, de tirer aucune conclusion. La larve infusoriforme des Dicyémides et la Cercaire des Trématodes sont dans ce cas.

En laissant de côté ces formes et quelques autres, il nous reste à considérer les larves des Cœlentérés, des Turbellariés, des Rotifères, des Némertiens, des Mollusques, des Bryozoaires, des Brachiopodes, des Géphyriens, des Échinodermes et des Entéropneustes.

Les larves de ces formes peuvent être divisées en deux groupes, le

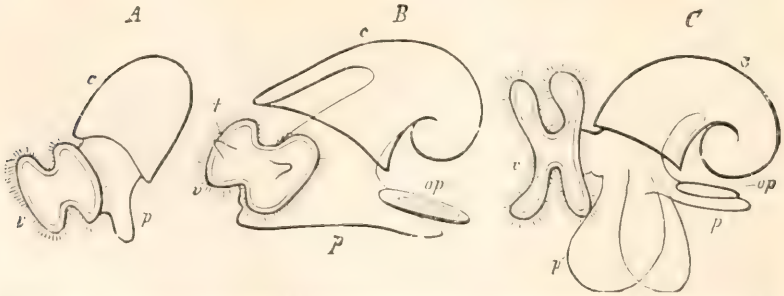


Fig. 234. — Larves de Mollusques céphalophores en stade véligère (emprunté à Gegenbaur) (**).

premier comprenant la larve des Cœlentérés ou Planula, le second les larves de toutes les autres formes.

La Planula (fig. 231) est caractérisée par son extrême simplicité. C'est

(*) *f*, pied. — *ot*, otocyste. — *m*, bouche. — *v*, voile. — *ng*, ganglion nerveux. — *ry*, sphères vitellines résiduelles. — *shs*, glande coquillière. — *i*, intestin.

(**) A, stade précoce et B, stade plus avancé d'un Gastéropode. — C, d'un Ptéropode (*Cymbulia*). — *v*, voile. — *c*, coquille. — *p*, pied. — *op*, opercule. — *t*, tentacule.

un organisme à deux feuillets de forme variant du cylindrique à l'ovale et d'ordinaire avec une symétrie radiaire. Tant qu'elle reste libre, elle est d'ordinaire dépourvue de bouche et il est pour le moment incertain si l'absence de bouche doit être ou non regardée comme un caractère ancestral. La planula est très probablement la forme ancestrale des Cœlentérés.

Les larves de presque tous les autres groupes, quoique pouvant être subdivisées en une série de types très distincts, ont en commun la possession de certains caractères (1). La face dorsale est plus ou moins convexe, et la face ventrale aplatie ou concave contient l'orifice buccal et s'étend d'ordinaire en arrière de l'anus lorsqu'il existe.

La concavité dorsale se continue en avant de la bouche pour former un grand *lobe préoral*.

La larve est d'ordinaire d'abord ciliée uniformément, mais dans les stades larvaires plus avancés, il se forme presque toujours des bandes ou des couronnes de longs cils qui sont les organes de la locomotion. Ces bandes se continuent souvent en prolongements brachiformes.

Fig. 235. — Larve d'*Argiope* un peu plus avancée qu'au stade représenté dans la figure 149, vue par la face dorsale (emprunté à O. Schmidt, d'après Kowalevsky).

Le tube digestif a typiquement la forme d'un canal recourbé à concavité ventrale constitué (lorsqu'il existe un anus) par trois portions : un œsophage, un estomac et un rectum. L'œsophage et quelquefois le rectum sont d'origine épiblastique, tandis que toujours l'estomac et d'ordinaire le rectum sont dérivés de l'hypoblaste (2).

(1) La larve des Brachiopodes ne possède pas la plupart des caractères mentionnés plus loin. C'est probablement néanmoins une forme larvaire très différenciée appartenant à ce groupe.

(2) Il y a quelque incertitude sur le développement de l'œsophage chez les Échinodermes et des recherches récentes paraissent indiquer qu'il dérive de l'hypoblaste.

A ces caractères on peut ajouter une transparence cristalline, et la présence d'un vaste espace peut-être rempli de tissu gélatineux et souvent traversé par des cellules contractiles entre le tube digestif et la paroi du corps.

Considérant les différences très profondes qui existent entre beaucoup de ces larves, il peut paraître que les caractères qui viennent d'être énumérés ont peine à suffire pour justifier leur réunion en un groupe. Il faut cependant avoir présent à l'esprit que je m'appuie pour le faire autant sur le fait qu'elles constituent une série sans interruption notable que sur l'existence de caractères communs à toutes. Il est aussi digne d'être noté que la plupart des caractères énumérés comme communs à toutes ces larves ne sont pas des caractères secondaires tels que ceux que, d'après les considérations émises plus haut, on pour-

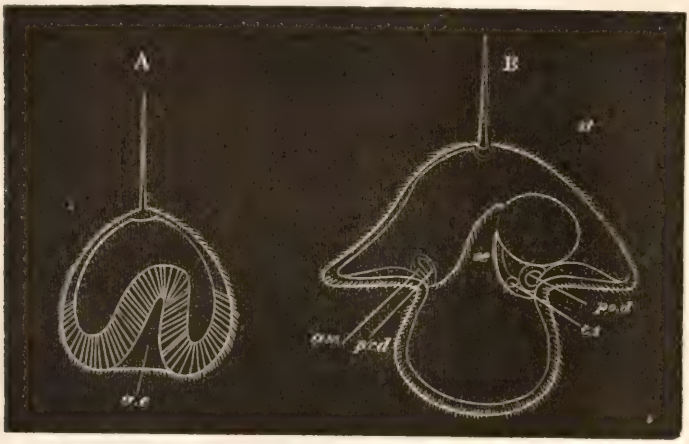


Fig. 236. — Deux stades du développement du Pilidium (d'après Metschnikoff) (*).

rait s'attendre à voir résulter du fait que les larves sont soumises à des conditions biologiques presque semblables. Leur transparence est sans aucun doute un caractère secondaire de ce genre et il n'est pas impossible qu'il en soit de même de l'existence des bandes ciliées ; mais il est tout aussi possible que si, comme je le suppose, ces larves reproduisent le caractère de quelque forme ancestrale, cette forme puisse avoir existé à une époque où tous les animaux marins étaient nageurs et qu'elle puisse par conséquent avoir possédé au moins une bande ciliée.

La considération détaillée des caractères de ces larves va confirmer cette opinion.

Cette grande classe de larves peut, comme nous l'avons vu, être par-

(*) *ar*, archenteron. — *oe*, œsophage. — *st*, estomac. — *am*, amnios. — *pr.d*, disque prostomial. — *o.d*, disque métastomial. — *cs*, sac céphalique.

tagée en une série de subdivisions. Ces subdivisions sont les suivantes:

1° **Le groupe du Pilidium.** — Ce groupe est caractérisé par la position de la bouche presque au centre de la face ventrale et par l'absence

Fig. 237. — Larve d'*Eurylepta auriculata* immédiatement après l'éclosion vue de profil (d'après Hallez) (*).

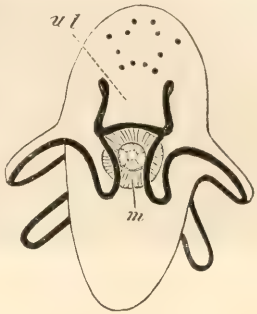


Fig. 238. — Larve de Turbellarié de Müller (probablement de *Thysanozoon*) vue par la face ventrale (d'après Müller) (**).

d'un anus. Il comprend le Pilidium des Némertiens (fig. 236), et les diverses larves de Dendrocœles marins (fig. 237). Au sommet du lobe préoral, il peut y avoir un épaississement de l'épiblaste d'où part quelquefois un cordon contractile qui se porte à l'œsophage (fig. 248);

2° **Le groupe des Échinodermes.** — Ce groupe (fig. 239, 240 et 247 C) est caractérisé par la présence d'une bande ciliée longitudinale *post-orale*, par l'absence d'organes des sens spéciaux dans la région préorale et par le développement de la cavité générale comme un diverticule digestif. Les trois divisions typiques du tube digestif existent et il y a un lobe préoral plus ou moins développé. Ce groupe ne comprend que les larves des Échinodermes;

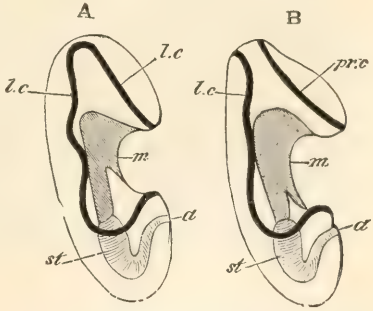


Fig. 239. — A, larve d'Holothuride. — B, larve d'Astéride (***).

3° **Le groupe de la Trochosphère.** — Ce groupe (fig. 241 et 242) est caractérisé par la présence d'une couronne préorale de longs cils, la région antérieure à cette couronne formant une grande partie du lobe

(*) *m*, bouche.

(**) La bande ciliée est représentée par la ligne noire. — *m*, bouche. — *ul*, lèvre supérieure.

(***) *m*, bouche. — *st*, estomac. — *a*, anus. — *l.c*, bande ciliée longitudinale primitive. — *pr.c*, bande ciliée préorale.

préoral. La bouche s'ouvre immédiatement en arrière de la couronne ciliée préorale et elle est très souvent suivie immédiatement d'une seconde couronne de courts cils parallèle à la première. Cette couronne de courts cils a une fonction nutritive puisqu'elle sert à amener les aliments à la bouche ; la fonction de la couronne principale est locomotrice. Il existe souvent une plaque ou une couronne ciliée périanale (fig. 241 A), et dans un grand nombre de formes il se développe des couronnes intermédiaires entre les couronnes préorale et périanale.

Fig. 240. — Larve de *Strongylocentrotus* (emprunté à Agassiz) (*).

Le lobe préoral est d'ordinaire le siège d'un épaississement spécial de l'épiblaste qui donne naissance au ganglion sus-œsophagien de l'adulte. Sur ce lobe il se développe très souvent des organes optiques en rapport avec le ganglion sus-œsophagien et une bande contractile se porte fréquemment de cette région à l'œsophage.

Le tube digestif est formé des trois divisions typiques.

La cavité générale ne se développe pas directement comme un diverticule de la cavité digestive, quoique le processus par lequel elle se forme soit très probablement une modification secondaire d'une paire de diverticules digestifs.

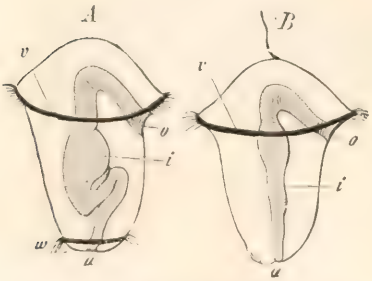


Fig. 241. — Deux larves de *Chétopodes* (emprunté à Gegenbaur) (**).

Des organes excréteurs pairs s'ouvrant à l'extérieur et dans la cavité générale sont souvent présents (fig. 242, *nph*).

Ce type de larve se rencontre chez les Rotifères (fig. 232) où il persiste à l'état adulte, les Chétopodes (fig. 241 et 242), les Mollusques (fig. 233), les Géphyriens nus (fig. 243) et les Bryozoaires (fig. 244) (1).

4° **La Tornaria.** — Cette larve (fig. 245) est intermédiaire par la plupart de ses caractères entre les larves des Échinodermes (plus particulièrement la Bipinnaria) et la Trochosphère. Elle ressemble aux larves

(1) Pour une discussion relative à la larve des Bryozoaires voyez t. I.

* *m*, bouche. — *a*, anus. — *o*, œsophage. — *d*, estomac. — *c*, intestin. — *c'* et *c*, bourrelets ciliés. — *x*, canal aquo-vasculaire. — *e*, baguettes calcaires.

(** *o*, bouche. — *i*, intestin. — *a*, anus. — *v*, bande cilée préorale. — *w*, bande cilée péri-anale.

des Échinodermes par la possession d'une bande ciliée longitudinale divisée en une couronne préorale et une couronne postorale, et par la dérivation de la cavité générale et de la vésicule aquo-vasculaire de diverticules digestifs ; elle ressemble à la Trochosphère par la présence d'organes des sens sur le lobe préoral, par l'existence d'une couronne ciliée périanale et par la possession d'une bande contractile se portant du lobe préoral à l'œsophage.

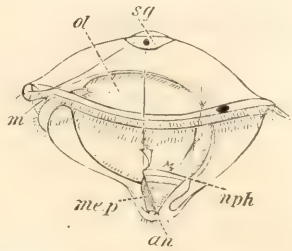


Fig. 242. — Larve de *Polygordius* (d'après Hatschek) (*).

5°. **L'Actinotroque.** — La remarquable larve du *Phoronis* (fig. 246) désignée sous le nom d'Actinotroque est caractérisée par la présence d'une bande ciliée postorale et un peu longitudinale prolongée en tentacules, et d'une couronne périanale. Elle possède un lobe préoral et un anus terminal ou un peu dorsal.

6° **La larve des Brachiopodes articulés.** — (Fig. 235).

Les relations des six types de formes larvaires ainsi brièvement caractérisés ont été l'objet de nombreuses controverses et les suggestions qui suivent sur leurs affinités doivent être considérées comme un peu spéculatives. Le type Pilidium est, sous certains rapports importants, moins hautement différencié que les larves des cinq autres groupes. Il est en premier lieu dépourvu d'anus, et il n'y a pas de raison de supposer que l'anus ait été perdu par une modification régressive. Si pour le moment on accorde que la larve Pilidium représente plus que la larve des autres groupes le type de la larve ancestrale, quels caractères devons-nous assigner à la forme ancestrale dont cette larve est la répétition ?

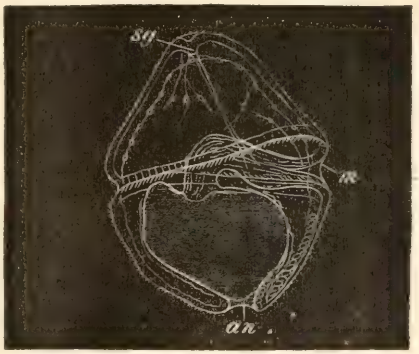


Fig. 243. — Larve d'Échiure (d'après Salensky (**).

En premier lieu cette forme ancestrale, idéalement représentée dans la figure 247 A, semblerait avoir possédé un corps en forme de dôme avec une face orale aplatie et une face dorsale convexe. La symétrie était radiaire et la bouche située au centre de la face orale aplatie et

(*) *m*, bouche. — *sg*, ganglion sus-œsophagien. — *nph*, néphridie. — *mep*, bande mésoblastique. *an*, anus. — *ol*, estomac.

(**) *m*, bouche. — *an*, anus. — *sg*, ganglion sus-œsophagien (?).

entourée d'une couronne de cils. Le passage d'une larve pilidiforme, et par conséquent, on peut le supposer, de la forme ancestrale que cette larve répète, à la forme bilatérale vermiforme des Platyelminthes, s'effectue par l'allongement de la larve et par la transformation de la région située entre la bouche et une extrémité du corps en la région préorale et par le développement du tronc comme un prolongement entre la bouche et l'extrémité opposée, un anus se développant à son extrémité dans les formes supérieures.

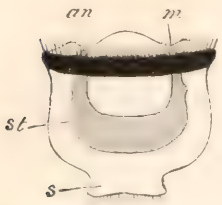


Fig. 244. — Diagramme d'une larve de Bryozoaire idéale (*).

Si ce qui a été supposé jusqu'ici est exact, il est évident que cette forme larvaire primitive présentait une très grande ressemblance avec un Cœlentéré nageur (Méduse) simplifié et que la conversion d'une telle forme *radiaire* en une forme *bilatérale* a eu lieu non par l'élongation de la face aborale et la formation d'un anus en ce point, mais par l'allongement inégal de la face orale; une portion antérieure avec le dôme dorsal formant un lobe préoral et un prolongement postérieur, le tronc (fig 242 et 249), tandis que la face aborale devenait la face dorsale.

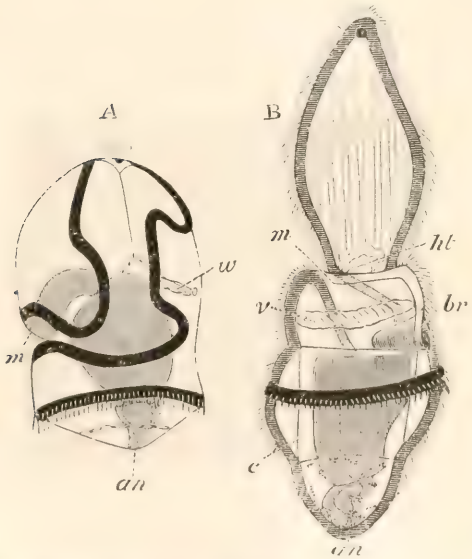


Fig. 245. — Deux stades du développement de la Tornaria (d'après Metschnikoff) (**).

Cette opinion s'accorde avec les ressemblances anatomiques des Cœlentérés et des Turbellariés (1) et montre, si elle est vraie, que la position ventrale et médiane de la bouche, chez un grand nombre de Turbellariés, est primitive.

(1) Voyez tome I. Il convient d'appeler à ce propos l'attention sur le *Cœloplana Metschnikowii*, forme décrite par Kowalevsky (*Zoologischer Anzeiger*, n° 52, p. 140), comme intermédiaire entre les Cténophores et les Tubellariés. Comme on l'a vu plus haut, il ne me paraît pas y avoir de faits suffisants pour prouver que cette forme n'est pas simplement un Cténophore rampant.

(*) *m*, bouche. — *an*, anus. — *st*, estomac. — *s*, disque cilié.

(**) Les lignes noires représentent les bandes ciliées.

m, bouche. — *an*, anus. — *br*, fente branchiale. — *ht*, cœur. — *c*, cavité générale entre les lames somatique et splanchnique du mésoblaste. — *w*, vésicule aquo-vasculaire. — *v*, vaisseau sanguin circulaire

Cette suggestion sur le mode de passage de la forme radiaire à la forme bilatérale diffère beaucoup de l'opinion soutenue d'ordinaire. Lankester (1) par exemple donne de ce passage l'explication suivante :

« Il a été reconnu par différents auteurs et en particulier par Gegenbaur et par Hæckel qu'une symétrie radiaire doit avoir précédé la symétrie bilatérale dans l'évolution du règne animal. On peut concevoir la Diblastula comme ayant été à l'origine absolument sphérique avec une symétrie sphérique. L'apparition d'une bouche a nécessairement conduit à l'établissement d'un axe de figure passant par la bouche, axe autour duquel le corps présentait une symétrie radiaire. Cette condition persiste plus ou moins complètement chez un grand nombre de Cœlentérés et reparaît par dégradation dans des formes supérieures (Échinodermes, quelques Cirrhipèdes, quelques Tuniciers). Le premier progrès est la différenciation d'une face supérieure et d'une face inférieure en relation avec la position horizontale, la bouche étant placée en avant lorsque l'organisme est en mouvement. Avec la différenciation d'une face supérieure et d'une face inférieure, un côté gauche et un côté droit sont différenciés nécessairement aussi. Ainsi l'organisme devient bilatéralement symétrique. Les Cœlentérés ne sont pas sans indications d'une symétrie bilatérale, mais pour tous les groupes supérieurs du règne animal, c'est un caractère fondamental. Probablement le développement d'une région antérieure et dorsale par rapport à la bouche, formant le *Prostomium*, s'est accompli *pari passu* avec le développement de la symétrie bilatérale. Chez les Cœlentérés à symétrie radiaire, on trouve très souvent une série de lobes de la paroi du corps, ou des tentacules également développés avec une symétrie radiaire, c'est-à-dire tout autour de la bouche qui termine l'axe principal du corps ; l'organisme étant par conséquent « télostomiate », la forme fondamentale plus récente, commune à tous les animaux supérieurs aux Cœlentérés, est atteinte par le déplacement de ce qui était l'axe principal du corps, de sorte qu'il peut maintenant être décrit comme l'axe « entérique », tandis que le nouvel axe principal, celui parallèle au plan de progression, passe par la région dorsale du corps, suivant une direction oblique par rapport à l'axe entérique. Un seul des lobes ou prolongements disposés radiairement chez les organismes télostomiates persiste ici. Ce lobe est situé dorsalement par rapport à la bouche et est traversé par le nouvel axe principal. Ce lobe est le prostomium et tous les organismes qui développent ainsi un nouvel axe principal oblique par rapport à l'axe primitif peuvent être appelés « prostomiates ».

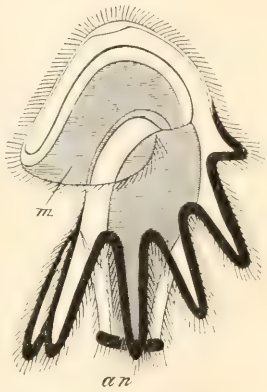


Fig. 246. — Actinotroque (d'après Metschnikoff) (*).

On voit, d'après cette citation, que la partie aborale du corps est

(1) *Quart. Journ. of Micr. Science*, XVII, pp. 422-3.

(*) *m*, bouche. — *an*, anus.

supposée s'allonger pour former le tronc, tandis que la région préorale dérive de l'un des tentacules.

Avant de procéder à de nouvelles considérations sur l'origine des Bilateralia suggérées par le type larvaire Pilidium, il est nécessaire d'entrer dans une comparaison plus détaillée de nos formes larvaires.

Un examen très superficiel des caractères de ces formes suffit à mettre en lumière deux caractères importants par lesquels elles diffèrent :

1° Par la présence ou l'absence d'organes des sens dans le lobe préoral;

2° Par la présence ou l'absence de diverticules de la cavité digestive destinées à former la cavité générale.

Les larves des Échinodernes et l'Actinotroque (?) ne possèdent pas d'organe des sens sur le lobe préoral, tandis que les autres types de larves en sont pourvus. Les diverticules digestifs sont caractéristiques des larves des Échinodermes et de la Tornaria.

Si la conclusion à laquelle nous sommes arrivés, que le prototype des six groupes de larves est descendu d'un ancêtre radiaire, est exacte, il paraît s'ensuivre que le système nerveux, autant du moins qu'il était différencié, avait primitivement une forme radiaire; et il est également vraisemblable que le tube digestif présentait des diverticules sous la forme de poches radiaires, dont *deux* peuvent avoir donné naissance aux diverticules pairs qui deviennent la cavité générale dans des types tels que les Échinodermes, la *Sagitta*, etc. Ces deux points admis, les conclusions suivantes semblent en résulter :

1° Que le ganglion et les organes sensoriels du lobe préoral sont des formations secondaires qui sont apparues, peut-être comme des différenciations d'un cercle nerveux primitif, après l'apparition de la forme bilatérale ;

2° Que l'absence de ces organes chez les larves des Échinodermes et l'Actinotroque (?) implique que ces larves conservent des caractères plus primitifs que le Pilidium. On peut en dire autant des diverticules digestifs.

Il semble donc que sur deux points importants les larves des Échinodermes sont plus primitives que le Pilidium.

Ces conclusions sur le Pilidium et les larves des Échinodermes entraînent quelques difficultés non sans importance et suggèrent certains points qui doivent être discutés plus longuement.

En premier lieu, il est à noter que ces spéculations rendent probable que le type ancestral du système nerveux dont est dérivé celui de l'adulte chez les Échinodernes, les Platyelminthes, les Chétopodes, les Mollusques, etc., était un cercle circumoral comme celui des Méduses, avec lequel des organes des sens radiairement disposés

peuvent avoir été en connexion ; et que chez les Échinodermes *cette forme du système nerveux a persisté*, tandis que dans les autres types elle a été modifiée. Sa partie antérieure peut avoir donné naissance aux ganglions sus-œsophagiens et aux organes de la vision ; ceux-ci se développant par suite de l'apparition d'une forme bilatérale, et de la nécessité résultant pour les organes des sens d'être situés à l'extrémité antérieure du corps. Si cette opinion est correcte, il reste à voir jusqu'à quel point la partie postérieure du système nerveux des Bilateralia peut être regardée comme dérivée du cercle radiaire primitif.

Un système nerveux annulaire circumoral étendu longitudinalement

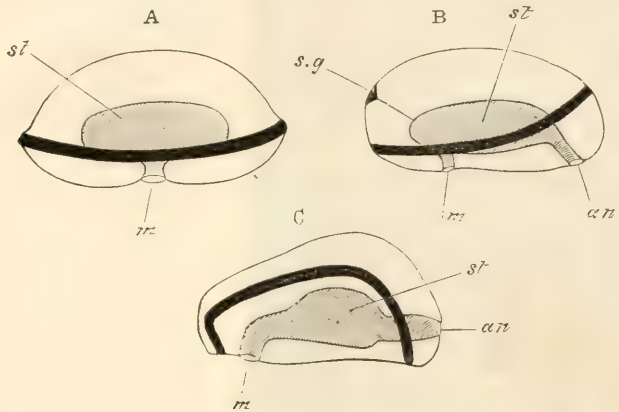


Fig. 247. — Trois diagrammes représentant l'évolution idéale des diverses formes larvaires (*).

pourrait donner naissance à une paire de cordons nerveux réunis *en avant et en arrière;* un système nerveux ainsi conformé existe, en effet, chez un grand nombre de Némertiens (1) (les Enopla et le *Pelagonemertes*), chez le *Peripatus* (2) et chez les types primitifs de Mollusques (*Chiton*, *Fissurella*, etc.). Des parties latérales de cet anneau il serait aisé de faire dériver la chaîne ventrale des Chétopodes et des Arthropodes. Il est particulièrement à noter, à propos du système nerveux des Némertiens et du *Peripatus*, que la commissure réunissant en arrière les deux cordons nerveux est située du côté dorsal de l'intestin.

(1) Voy. Hubrecht, Zur Anatom. und Phys. d. Nervensystem d. Nemertinen, *Koen. Akad. Wiss. Amsterdam ;* et Researches on the Nervous system of Nrmertines (*Quart. Journ. of Micr. Science*, 1880).

(2) Voy. F.-M. Balfour, On some point sin the Anat. of Peripatus capensis (*Quart. Journ. of Micr. Science*, vol. XIX. 1879).

(*) A, forme larvaire ancestrale idéale. — B, forme larvaire dont peut-être dérivent les Trochosphères. — C, forme larvaire dont la larve typique d'Échinodermes peut être dérivée.

m, bouche. — *an*, anus. — *st*, estomac. — *sg*, ganglion sus-œsophagien.

Les lignes noires représentent les bandes ciliées.

Il saute à la vue, en se reportant au diagramme (fig. 247 B), que telle est la position que la commissure devrait occuper incontestablement si elle dérivait d'une partie d'un cercle nerveux qui originellement suivait plus ou moins exactement le bord cilié du corps de l'ancêtre radiaire supposé.

Le fait que cette disposition du système nerveux se rencontre dans un type aussi primitif que les Némertiens tend à établir les vues que je défends : l'absence ou le développement incomplet des deux cordons longitudinaux chez les Turbellariés est très probablement due à l'atrophie de la position postérieure du cercle nerveux dans ce groupe.

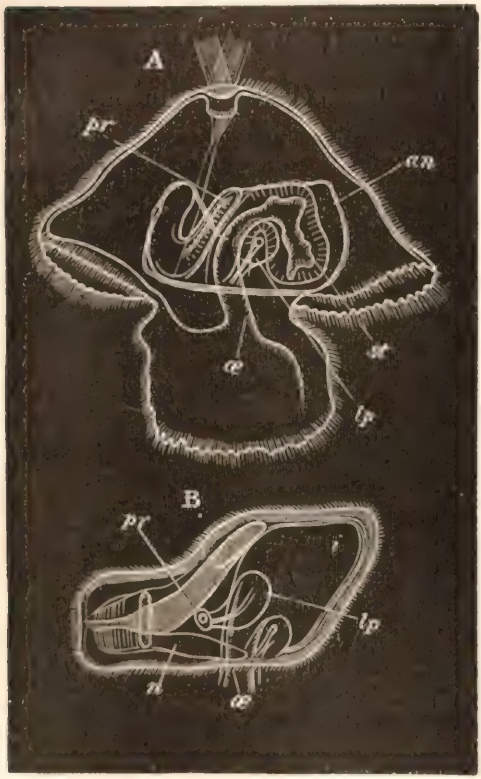


Fig. 248. — A. Pilidium, avec une Némerte assez avancée. — B. Embryon mûr de Némerte dans la position qu'il occupe dans le Pilidium (d'après Butschli). *.

Il est loin d'être certain que cette disposition du système nerveux chez quelques Mollusques et chez le *Peripatus* soit primitive ; cela est cependant possible.

Chez les larves des Turbellariés, le développement d'organes sensoriels dans la région préorale est évident (fig. 238) ; mais il n'en est pas de même dans le cas du Pilidium vrai. Il y a chez le Pilidium, au sommet du dôme dorsal, un épaississement de l'épiblaste (fig. 248 A) qui pourrait, par analogie avec la *Mitraria*, etc. (fig. 249), sembler correspondre à l'épaississement du lobe préoral qui donne naissance au ganglion sus-œsophagien ; mais en fait cette partie de la larve ne paraît pas entrer dans la formation du jeune Némertien (fig. 248). La métamorphose particulière qui a lieu dans le développement de la Némerte aux dépens du Pilidium est peut-être une explication de ce fait, mais il reste actuellement comme une difficulté non résolue.

* [illegible] œ, œsophage. — i, intestin. — pr, trompe. — lp, fossette latérale. — am, amnios. — [illegible]

La position du flagellum chez le Pilidium et du ganglion sus-œsophagien chez la *Mitraria* suggère une opinion différente sur l'origine du ganglion sus-œsophagien : la position du ganglion sus-œsophagien chez la *Mitraria* correspond à celle de l'organe auditif des Cténophores et il n'est pas impossible que les deux organes puissent avoir une origine commune. S'il en est ainsi, il nous faut supposer que le sommet du lobe aboral est devenu le centre du champ préoral chez les formes larvaires Pilidium et Trochosphère (1), opinion qui est bien d'accord avec leur structure (fig. 242 et 249). L'ensemble des

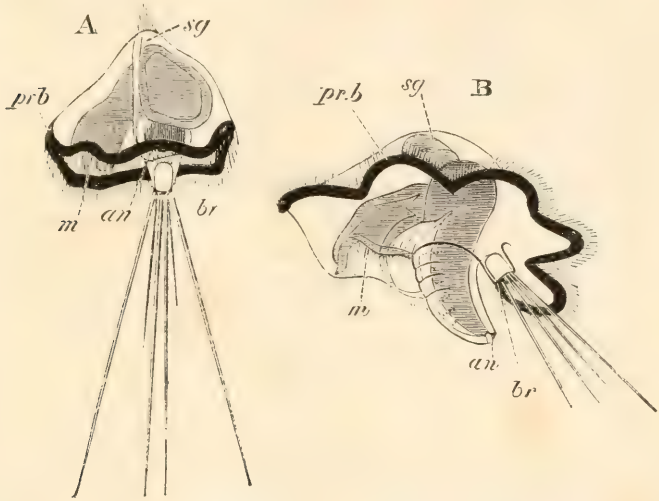


Fig. 249. — Deux stades du développement de la *Mitraria* (d'après Metschnikoff) (*).

questions concernant le système nerveux est encore très obscur, et jusqu'à ce que de nouveaux faits aient été mis en lumière, il est impossible d'arriver à des conclusions définies.

L'absence d'organes des sens dans le lobe préoral des larves d'Échinodermes, réunie à la structure du système nerveux de l'adulte, conduit à la conclusion que les Échinodermes adultes *ont conservé* et non, comme on l'admet généralement aujourd'hui, acquis d'une manière secondaire leur symétrie radiaire, et cela admis, il s'ensuit que la symétrie bilatérale évidente des larves d'Échinodermes est un caractère secondaire.

La symétrie bilatérale d'un grand nombre de larves de Cœlentérés (larves d'*Æginopsis*, d'un grand nombre d'Acraspèdes, d'Actinies, etc.),

(1) Le développement indépendant du ganglion sus-œsophagien et de la chaîne nerveuse ventrale chez les Chétopodes (voy. Kleinenberg, *Development of Lumbricus trapezoïdes*) s'accorde bien avec cette vue.

(*) *m*, bouche. — *an*, anus. — *sg*, ganglion sus-œsophagien. — *br*, soies provisoires. — *pr.b*, bande ciliée pré-orale.

réunie au fait qu'une symétrie bilatérale est évidemment avantageuse pour une forme nageuse, suffit à montrer que cette supposition n'est pas extravagante. Pour la présence de deux diverticules digestifs seulement chez les larves d'Échinodermes, elle s'accorde avec la présence d'une paire unique de loges périgastriques chez la jeune larve d'Actinie ; il faut toutefois admettre que la dérivation du système aquo-vasculaire du diverticule gauche n'est pas aisée à comprendre dans cette opinion.

Une difficulté dans cette spéculation est présentée par le fait que l'anus des Échinodermes est le blastopore permanent et se développe avant la bouche. Si ce fait a quelque signification spéciale, il devient difficile de regarder la larve des Échinodermes et celle des autres types comme alliées d'une manière quelconque ; mais si les vues mises en avant dans un chapitre précédent sur les feuillets germinatifs, sur le peu d'importance du blastopore, sont acceptées, le fait que l'anus coïncide avec le blastopore cesse d'être une difficulté. Comme on peut le voir en se reportant à la figure 247 C, l'anus est situé du côté dorsal de la bande ciliée; cette position de l'anus s'accorde avec l'opinion que la larve des Échinodermes avait originellement une symétrie radiaire, *avec l'anus situé au sommet aboral*, et que, avec l'allongement de la larve par l'apparition d'une symétrie bilatérale, le sommet aboral a été abandonné pour la position actuelle de l'anus.

Il est à noter que les points obscurs résultant de l'absence de cavités générales chez la plupart des Platyelminthes adultes qui ont déjà été traités dans la section de ce chapitre consacrée aux feuillets germinatifs se présentent de nouveau ici et qu'il est nécessaire d'admettre, ou que des diverticules digestifs tels que ceux des Échinodermes existaient primitivement chez les Platyelminthes, mais ont aujourd'hui disparu de l'ontogénie de ce groupe, ou que les diverticules digestifs ne sont pas séparés du tube digestif.

Jusqu'ici nous sommes arrivés à la conclusion que l'archétype des six types de larves avait une forme radiaire et que, parmi les larves existantes, celles qui s'en rapprochent le plus par la forme générale et la constitution du tube digestif sont celles du groupe du Pilidium, et par certaines autres particularités les larves des Échinodermes.

Le bord du disque oral de l'archétype larvaire était probablement armé d'une couronne ciliée d'où est vraisemblablement dérivée la couronne ciliée du Pilidium et des Échinodermes. La couronne ciliée du Pilidium varie considérablement dans ses caractères et n'a pas toujours la forme d'une couronne complète. Chez le Pilidium proprement dit (fig. 248 A) c'est une simple couronne entourant le bord du disque oral ; chez la larve de Müller du *Thysanozoon* (fig. 238), elle est inclinée par rapport à l'axe du disque oral et pourrait être appelée préorale si ce terme pouvait être convenablement employé lorsqu'il n'existe pas d'anus.

La couronne des Echinodermes est oblique par rapport à l'axe du corps, et comme elle passe à la face ventrale en avant de l'anus, elle doit être appelée postorale.

Il faut maintenant rechercher les affinités des autres types larvaires avec les deux premiers.

Le plus important de tous les types larvaires est la Trochosphère, et il est incontestable que ce type est plus voisin du Pilidium que de la larve des Échinodermes. La *Mitraria* (fig. 249) parmi les Chétopodes a en réalité presque la forme d'un Pilidium et en diffère surtout par la présence d'un anus et de soies provisoires ; on peut en dire autant du *Cyphonautes* (fig. 250) parmi les Bryozoaires.

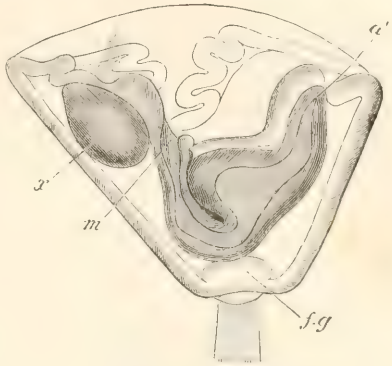


Fig. 250. — *Cyphonautes* (larve de *Membranipora* (d'après Hatschek) (*).

L'existence de ces deux formes paraît montrer que la couronne ciliée de la Trochosphère peut dériver très probablement directement de la couronne ciliée circumorale du Pilidium, les autres couronnes ou groupes de cils de la Trochosphère ayant une origine secondaire.

La larve des Brachiopodes (fig. 235), malgré ses caractères singuliers, est, selon toute probabilité, alliée de plus près à la Trochosphère des Chétopodes qu'à tout autre type larvaire. Le point le plus apparent qui leur soit commun est toutefois la possession de soies provisoires.

Les larves des Échinodermes diffèrent de la Trochosphère non seulement par les points déjà signalés, mais par le caractère de la bande ciliée. La bande des Échinodermes est longitudinale et postorale. Comme on vient de le voir, il y a des raisons de penser que la bande préorale de la Trochosphère et la bande postorale de la larve des Échinodermes sont l'une et l'autre dérivées d'une couronne ciliée entourant le disque oral du prototype de ces larves (voy. fig. 247). Dans le cas des Échinodermes, l'anus a dû se former *sur le côté dorsal* de cette couronne, et dans le cas de la Trochosphère, *sur le côté ventral ;* de là, la différence de position des deux bandes. Une autre opinion sur ces deux couronnes ciliées a été émise par Gegenbaur et Lankester, savoir, que la couronne préorale de la Trochosphère est dérivée de la fragmentation de la bande unique de la plupart des larves d'Échinodermes en les deux bandes qui se rencontrent chez la Bipinnaria (voy. fig. 239) suivie de l'atrophie de la bande postérieure. Il n'est pas douteux qu'il y ait

(*) *m*, bouche. — *a'*, anus. — *f.g*, disque cilié. — *x*, corps problématique (probablement bourgeon).

beaucoup d'arguments à faire valoir en faveur de cette origine de la couronne préorale, à l'appui de laquelle vient encore le cas de la Tornaria ; mais l'hypothèse adoptée plus haut me paraît plus probable.

L'Actinotroque (fig. 246) ressemble incontestablement plus aux larves des Echinodermes qu'à la Trochosphère. Sa couronne ciliée a des caractères échinodermes et le développement sur son trajet d'une série de bras ressemble beaucoup à ce qui a lieu chez un grand nombre d'Echinodermes. Comme les larves des Échinodermes, elle est aussi dépourvue d'organes des sens sur le lobe préoral.

La Tornaria (fig. 245) ne peut pas être rattachée d'une manière définie ou à la Trochosphère ou au type larvaire des Échinodermes. Elle a des caractères importants communs avec l'un et l'autre de ces groupes, et le mélange de ces caractères en fait un type larvaire très singulier et très caractéristique.

Conclusions phylogénétiques. — Il reste à rechercher quelles conclusions phylogénétiques résultent de ces spéculations. Le fait que toutes les larves des groupes supérieurs aux Cœlentérés peuvent être réduites à un type commun semble indiquer que tous les groupes supérieurs sont descendus d'une souche unique.

Considérant que les larves d'un nombre relativement faible de groupes ont persisté, aucune conclusion à propos des affinités ne peut être tirée de l'absence de larves dans un groupe, et la présence dans deux groupes différents d'une forme larvaire commune peut être considérée comme la preuve d'une descendance commune, mais n'indique pas nécessairement une grande affinité.

Nous avons toute raison de croire que les types possédant une larve trochosphère, c'est-à-dire les Rotifères, les Mollusques, les Chétopodes, les Géphyriens et les Bryozoaires, sont descendus d'une forme ancestrale commune, et il est aussi à peu près certain qu'il y a un ancêtre éloigné commun à ces formes et aux Platyhelminthes. Une affinité générale des Brachiopodes avec les Chétopodes est plus que probable. Tous ces types et quelques autres qui en sont voisins, mais n'ont pas conservé de forme larvaire, sont descendus d'un ancêtre bilatéral. Les Echinodermes au contraire sont probablement descendus directement d'un ancêtre radiaire et ont plus ou moins complètement conservé leur symétrie radiaire. Il n'est pas possible de fixer jusqu'à quel point l'Actinotroque (1) est alliée aux larves des Échinodernes. Ses caractères sont peut-être secondaires comme dans des larves mésotroques des Chétopodes ou peuvent être dus à ce qu'elle s'est séparée de très bonne heure de la souche commune à toutes les formes supérieures aux Cœlentérés. La position de la Tornaria est plus obscure encore. Il est difficile, en présence de la vésicule aquo-vasculaire avec pore dorsal, de ne pas

(1) Il est très possible que le *Phoronis* n'ait pas de relations avec les autres Géphyriens.

conclure qu'elle a des affinités avec les larves des Échinodermes. De telles affinités sembleraient, en suivant la spéculation adoptée dans ce chapitre, prouver que ses affinités avec la Trochosphère, si frappantes soient-elles, sont secondaires et adaptatives. De cette conclusion, si elle est justifiée, il suivrait que les Échinodermes et les Entéropneustes ont un ancêtre éloigné commun, mais non que les deux groupes soient alliés d'une autre manière quelconque.

Conclusions générales et sommaire. — En partant du fait démontré que les formes larvaires d'un grand nombre de types très éloignés, mais supérieurs aux Cœlentérés ont certains caractères communs, il a été admis *provisoirement* que ces caractères ont été hérités d'un ancêtre commun ; et nous avons essayé de déterminer les caractères du prototype de toutes ces larves et les relations mutuelles des formes larvaires. Cet essai s'est appuyé sur certaines suggestions plus ou moins plausibles dont la vérité ne peut être prouvée que par la cohérence des résultats auxquels elles conduisent, et la facilité avec laquelle elles expliquent les faits.

Les résultats auxquels nous sommes arrivés peuvent être résumés de la manière suivante :

1° Les formes larvaires supérieures aux Cœlentérés peuvent être divisées en six groupes énumérés aux pages 345 à 347.

2° Le prototype de tous ces groupes était un organisme à symétrie radiaire ressemblant plus ou moins à une Méduse ; la bouche était située au centre de la face ventrale aplatie et la face dorsale avait la forme d'un dôme ; autour du bord de la face orale était une couronne ciliée et probablement un cercle nerveux pourvu d'organes des sens. Le tube digestif se prolongeait en deux ou un plus grand nombre de diverticules, et il n'y avait pas d'anus.

3° Les types à symétrie bilatérale sont dérivés de cette forme larvaire, la larve prenant une forme ovale et la région antérieure à la bouche formant un lobe préoral et celle postérieure à la bouche s'allongeant pour former le tronc. Le dôme aboral est devenu la face dorsale.

Avec l'établissement d'une symétrie bilatérale, la partie antérieure de la couronne nerveuse a donné naissance (?) aux ganglions sus-œsophagiens et aux organes visuels qui y sont rattachés, tandis que la partie postérieure de l'anneau nerveux formait la chaîne nerveuse ventrale. La cavité générale est dérivée de deux des diverticules digestifs primitifs.

L'opinion admise d'ordinaire que les formes radiaires sont devenues bilatérales par l'allongement du dôme aboral en le tronc est probablement erronée.

4° Le Pilidium est la forme larvaire qui reproduit le plus approximativement les caractères du prototype larvaire en cours de conversion en une forme bilatérale.

5° La Trochosphère est une forme bilatérale complètement différenciée dans laquelle un anus s'est développé. La couronne ciliée préorale de la Trochosphère est probablement dérivée directement de la couronne ciliée du Pilidium, qui est elle-même la couronne originelle du prototype de toutes ces formes larvaires.

6° Les larves des Échinodermes, par l'absence d'un ganglion nerveux et d'organes sensoriels sur le lobe préoral, et par la présence de diverticules digestifs qui donnent naissance à la cavité générale, conservent des caractères du prototype larvaire qui ont disparu chez le Pilidium. La couronne ciliée des larves d'Échinodermes est probablement dérivée directement de celle du prototype par la formation d'un anus sur son côté dorsal. L'anus était très probablement situé originellement au sommet oboral.

Les Échinodermes adultes ont probablement conservé la symétrie radiaire des formes dont ils sont descendus, leur anneau nerveux étant directement dérivé de l'anneau nerveux circulaire de leurs ancêtres. Ils n'ont pas, comme on le suppose d'ordinaire, acquis secondairement leur symétrie radiaire. La symétrie bilatérale de la larve est dans cette hypothèse secondaire comme celle des larves de tant de Cœlentérés.

7° Les points de similitude de la Tornaria avec la Trochosphère et les larves des Échinodermes sont probablement adaptatifs dans un cas ou dans l'autre ; et tandis qu'il n'y a pas de difficultés à admettre que les points communs avec la Trochosphère sont adaptatifs, la présence d'une vésicule aquo-vasculaire avec un pore dorsal rend probable une réelle affinité avec les larves des Échinodermes.

8° Il n'est pas possible, dans l'état actuel de nos connaissances, de décider si les ressemblances de l'Actinotroque et des larves d'Échinodermes sont adaptatives ou primaires.

(257) Allen Thomson. *British Association Address*, 1877.

(258) A. Agassiz. Embryology of the Ctenophoræ (*Mem. Amer. Acad. of Arts and Sciences*, X. 1874).

(259) K. E. von Baer. *Ueb. Entwicklungsgeschichte d. Thiere.* Königsberg, 1828-1837.

(260) F. M. Balfour. A Comparison of the Early Stages in the Development of Vertebrates (*Quart. J. of Micr. Science*, XV. 1875).

(261) C. Claus. *Die Typenlehre u. E. Haeckel's sg. Gastræa-Theorie.* Wien, 1874.

(262) C. Claus. *Grundzüge d. Zoologie.* Marburg und Leipzig. 1879.

(263) A. Dohrn. *Der Ursprung d. Wirbelthiere u. d. Princip des Functionswechsels.* Leipzig, 1875.

(264) C. Gegenbaur. *Grundriss d. vergleichende Anatomie.* Leipzig, 1878. Voy. aussi Trad. angl. *Elements of Comparative Anatomy.* Macmillan et Co. 1878.

(265) A. Gerst. *Entwicklungsgeschichte d. Unio.* Leipzig, 1874.

(266) E. Haeckel. *Studien z. Gastræa-Theorie.* Jena, 1877 ; et *Jenaische Zeitschrift*, VIII. et IX. 1874-1875.

(267) E. Haeckel. *Schöpfungsgeschichte.* Leipzig. Voy. aussi trad. angl. *The History of Creation.* King et Co. London, 1878.

(268) E. Haeckel. *Anthropogenie.* Leipzig. Voy. aussi trad. angl. *Anthropogeny.* Kegan Paul et Co. London, 1878.

(269) D. Hatschek. Studien üb. Entwicklungsgeschichte d. Anneliden (*Arbeit. a. d. zool. Instit. d. Univer. Wien.* 1878).

(270) O. and R. Hertwig. Die Actinien (*Jenaische Zeitschrift*, XIII and XIV. 1879).

(271) O. and R. Hertwig. *Die Cœlomtheorie*. Jena, 1881 (1).

(272) O. Hertwig. *Die Chætognathen*. Jena, 1880.

(273) R. Hertwig. *Ueber d. Bau d. Ctenophorem*. Jena, 1880.

(274) T. H. Huxley. *The Anatomy of Invertebrated Animals*. Churchill, 1877.

(274*) T. H. Huxley. On the Classification of the Animal Kingdom (*Quart. Journ. of Micr. Science*, XV. 1875).

(275) N. Kleinenberg. *Hydra, eine anatomische-entwicklungsgeschichte Untersuchung*. Leipzig, 1872.

(276) A. Kolliker. *Entwiklungsgeschichte d. Menschen u. d. hoh. Thiere*. Leipzig, 1879.

(277) A. Kowalevsky. Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden (*Mém. Acad. Pétersbourg*, 7e sér., XVI, 1871).

(278) E. R. Lankester. On the Germinal Layers of the Embryo as the Basis of the Genealogical Classification of Animals (*Ann. and Mag. of Nat. Hist.* 1873).

(279) E. R. Lankester. Notes on Embryology and Classification (*Quat. Journ. of Micr. Science*, XVII. 1877).

(280) E. Metschnikoff. Zur Entwicklungsgeschichte d. Kalkschwämme (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIV. 1874).

(281) E. Metschnikoff. Spongiologische Studien (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXXII. 1879).

(282) A. S. P. Packard. *Life Histories of Animals, including Man, or Outlines of Comparative Embryology*. Holt and Co., New-York, 1876.

(283) C. Rabl. Ueb. d. Entwick. d. Malermuschel (*Jenaische Zeitschrift*, X. 1876).

(284) C. Rabl. Ueb. d. Entwicklung. d. Tellerschneke (*Planorbis*) (*Morph. Jahrbuch*, V. 1879).

(285) H. Rathke. *Abhandlungen z. Bildung und Entwicklungsgeschich. d. Menschen u. d. Thiere*. Leipzig, 1833.

(286) H. Rathke. *Ueber die Bildung u. Entwicklungs. d. Flusskrebses*. Leipzig, 1829.

(287) R. Remak. *Untersuch. üb. d. Entwick. d. Wirbelthiere*. Berlin, 1855.

(288) Salensky. Bemerkungen üb. Haeckels Gastræa-Theorie (*Archiv f. Naturgeschichte*. 1874).

(289) E. Schafer. Some Teachings of Development (*Quart. Journ. of Micr. Science*, XX. 1880).

(290) C. Semper. Die Verwandtschaftbeziehungen d. gegliederten Thiere (*Arbeiten f. d. zool.-zoot. Institute Würzburg*, III. 1876-1877).

DEUXIÈME PARTIE

ORGANOGENIE.

DEUXIÈME PARTIE

ORGANOGÉNIE.

INTRODUCTION.

Nos connaissances sur le développement des organes dans la plupart des groupes d'Invertébrés sont si restreintes qu'il ne serait pas avantageux d'essayer de traiter systématiquement de l'organogénie du règne animal tout entier.

Pour cette raison, le plan suivi dans cette partie de l'ouvrage consistera à traiter avec détails l'organogénie des *Chordata*, qui est comparativement bien connue, et à signaler seulement quelques faits importants sur l'organogénie des autres groupes. Dans le cas du système nerveux et de quelques autres organes qui se prêtent spécialement à ce mode d'exposition, comme les organes des sens spéciaux et le système excréteur, le sujet a été envisagé à un point de vue plus élevé, et certains principes généraux qui servent de base au développement d'autres organes ont été en outre signalés.

La classification des organes offre quelques difficultés. Eu égard au plan général de ce traité, il semblait désirable de grouper les organes d'après les feuillets embryonnaires dont ils dérivent; mais la nature complexe de beaucoup d'entre eux, par exemple de l'œil et de l'oreille, rend impossible une exposition rigoureusement conforme à ce classement. En conséquence, j'ai en général adopté une classification des organes d'après les feuillets, abandonnant ce principe le cas échéant, comme par exemple pour le stomodæum et le proctodæum.

Les organes qu'on peut regarder comme principalement dérivés de l'épiblaste sont : 1° la peau; 2° le système nerveux; 3° les organes des sens spéciaux.

Du mésoblaste dérivent : 1° le tissu conjonctif général et le squelette; 2° le système vasculaire et la cavité générale; 3° le système musculaire; 4° le système urogénital.

De l'hypoblaste : le tube digestif et ses dérivés, à l'occasion desquels

il sera traité également du stomodæum, du proctodæum et de leurs dérivés respectifs.

Ouvrages généraux sur le développement des organes des Chordata.

(291) K. E. von Baer. *Ueber Entwicklungsgeschichte d. Thiere.* Königsberg, 1828-1837.

(292) F. M. Balfour. *A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes.* London, 1878.

(293) Th. C. W. Bischoff. *Entwicklungsgesch. d. Säugethiere u. d. Menschen.* Leipzig, 1842.

(294) C. Gegenbaur. *Grundriss d. vergleichenden Anatomie.* Leipzig, 1878. Voy. aussi trad. angl. *Elements of Comp. Anatomy.* London, 1878.

(295) M. Foster and F. M. Balfour. *The Elements of Embryology*, 1re part. London, 1874. Trad. franç., Paris, 1877.

(296) Alex. Götte. *Entwicklungsgeschichte der Unke.* Leipzig, 1875.

(297) W. His. *Untersuch. üb. d. erste Anlage d. Wirbelthierleibes.* Leipzig, 1868.

(298) A. Kölliker. *Entwicklungsgeschichte der Menschen und der höheren Thiere*, Leipzig, 1879. Trad. franç., Paris, 1879-1882.

(299) H. Rathke. *Abhandlungen u. Bildung und Entwicklungsgeschichte der Menschen u. d. Thiere.* Leipzig, 1838.

(300) H. Rathke. *Entwicklungs. d. Natter.* Königsberg, 1839.

(301) H. Rathke. *Entwicklungs. d. Wirbelthiere.* Leipzig, 1861.

(302) R. Remak. *Untersuchungen üb. d. Entwicklung d. Wirbelthiere.* Berlin, 1850-1855.

(303) S. L. Schenk. *Lehrbuch der vergleich. Embryologie d. Wirbelthiere.* Wien, 1874.

CHAPITRE XIV

L'ÉPIDERME ET SES DÉRIVÉS.

Chez beaucoup de Cœlentérés, la couche la plus externe du blastoderme se transforme tout entière en la peau ou ectoderme. Les cellules qui la composent se différencient sans doute en partie en éléments musculaires et en partie en éléments nerveux, etc.; mais, toutefois, elle peut rester pendant la vie à l'état de membrane externe simple. Cette membrane possède en elle-même le pouvoir illimité de se développer en organes variés, et, chez tous les vrais triploblastiques, ce pouvoir s'est plus ou moins réalisé. En fait, l'épiblaste embryonnaire cesse, dans les formes supérieures, de se transformer tout entier en l'épiderme, pour donner d'abord naissance à une partie du système nerveux, aux organes des sens spéciaux et à d'autres formations.

Après la constitution de ces parties, le reste de l'épiblaste devient l'épiderme et souvent s'unit plus ou moins intimement à une couche sous-jacente de mésoblaste connue sous le nom de derme, pour former avec elle la peau.

Diverses différenciations peuvent survenir dans l'épiderme et donner lieu à des formations protectrices ou squelettiques, aux organes terminaux des sens ou à des glandes. La structure de l'épiderme lui-même varie considérablement, et, chez les Vertébrés, ses modifications générales ont déjà été suffisamment traitées dans le chapitre XII. On peut examiner ici celles de ces différenciations spéciales qui sont de nature protectrice ou squelettique et celles de nature glandulaire.

Formations épidermiques protectrices. — Ces formations constituent une cuticule générale, ou un exosquelette composé d'écailles, de poils, de plumes, d'ongles, de sabots, etc. Elles peuvent être entièrement formées par l'épiderme soit : 1° comme dépôt cuticulaire; soit 2° par chitinisation, kératinisation ou calcification de ses cellules propres. Ces deux processus passent de l'un à l'autre et, dans beaucoup de cas, sont difficiles à distinguer. Les formations protectrices épidermiques peuvent se diviser en deux groupes, suivant qu'elles se développent à la surface *externe* ou à la surface *interne* de l'épiderme. Dans beaucoup de cas s'y joignent des formations squelettiques dermiques. Parmi les Invertébrés, le type d'exosquelette le plus largement

répandu consiste en une cuticule formée à la surface externe de l'épiderme et qui atteint son plus haut développement chez les Arthropodes. On doit ranger dans la même catégorie que cette cuticule les coquilles des Mollusques et des Brachiopodes, qui se développent sous forme de plaques cuticulaires sur des régions particulières de l'épiderme. Cependant, elles diffèrent de la forme la plus ordinaire de cuticule par leur adhésion plus faible à l'épiderme sous-jacent et par leur structure plus compliquée. Le test des Ascidies est une forme anormale d'exosquelette appartenant à ce type. Il se forme à l'origine (Hertwig et Semper) comme une cuticule à la surface de l'épiderme; des cellules épidermiques y apparaissent ensuite et il constitue alors une formation analogue au tissu conjonctif; mais il diffère des cuticules épidermiques ordinaires en ce que les cellules se déposent sur ses deux faces et non sur une seule, comme c'est ordinairement le cas pour les cellules épithéliales.

On rencontre chez les Vertébrés les deux types d'exosquelette mentionnés ci-dessus; mais celui qui se développe à la surface interne de l'épiderme est toujours uni à un squelette dermique, et il en est fréquemment de même de celui qui naît à la surface externe. Le type d'exosquelette développé à la *surface interne* de l'épiderme général est borné aux Poissons, où il apparaît sous la forme d'écailles; cependant, une forme primitive de ces productions persiste à l'état de dents chez les Amphibiens et les Amniotes. Le type développé à la *surface externe* de l'épiderme se rencontre presque exclusivement (1) chez les Amphibiens et les Amniotes, où il se montre sous la forme d'écailles, de plumes, de poils, de griffes, d'ongles, etc. Quant aux détails histologiques relatifs à la formation de ces divers organes, je dois renvoyer le lecteur aux traités d'histologie, me bornant à signaler ici le processus embryologique général de leur développement.

La forme la plus primitive du premier type de formations dermiques est celle des écailles placoïdes des Elasmobranches (2). Complètement développées, ces écailles consistent en une plaque pourvue d'un prolongement spiniforme. Elles sont constituées par une couche externe d'émail recouvrant la partie saillante et qui prend naissance comme un dépôt cuticulaire de l'épiderme (épiblaste), et par une base sous-jacente de dentine (dont la partie inférieure peut être osseuse) contenant dans son axe une pulpe vasculaire. Le développement (fig. 251) est le suivant (Hertwig, n° 306). Une papille dermique apparaît; sa couche externe se calcifie peu à peu et forme la dentine et le tissu osseux. Cette papille est recouverte par la muqueuse columnaire de l'épiderme (*e*), dont elle est séparée par une membrane basale, qui est

(1) Les dents cornées des Cyclostomes appartiennent aussi à ce groupe.

(2) Pour les plus importantes contributions sur ce sujet, auxquelles les faits et les vues exposés ici sont en grande partie empruntés, voyez O. Hertwig, n° 306-308.

elle-même un produit de l'épiderme. Cette membrane s'épaissit peu à peu, se calcifie et devient la calotte d'émail (*o*). La saillie spiniforme traverse graduellement l'épiderme et vient se dresser librement à l'extérieur.

Les écailles des autres formes de Poissons dérivent de celles des Elasmobranches. Les grandes plaques dermiques de beaucoup de Poissons résultent de la coalescence par groupes de telles écailles. Fréquemment, la dentine s'atrophie partiellement ou en totalité, et la majeure partie de l'écaille est alors formée de tissu osseux; de telles écailles font souvent partie du squelette interne.

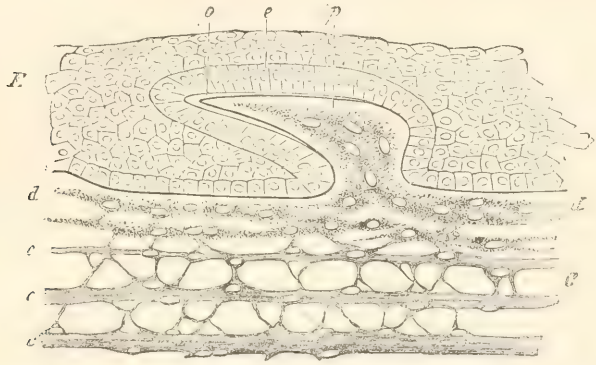


Fig. 251. — Section verticale de la peau d'un embryon de Requin, montrant une écaille placoïde en voie de développement (emprunté à Gegenbaur, d'après O. Hertwig) (*).

Comme on le verra plus en détail dans le chapitre consacré au tube digestif, les dents se forment par une modification du même processus que les écailles placoïdes : une crête épithéliale s'accroît vers la profondeur et rencontre une papille de tissu conjonctif, de sorte que le développement des dents s'effectue complètement sous la couche superficielle de l'épiderme.

Chez la plupart des Téléostéens, les couches d'émail et de dentine ont disparu, et les écailles sont entièrement constituées par un tissu calcifié particulier développé dans le derme.

La cuticule qui recouvre les écailles des Reptiles est le type le plus simple de formation protectrice développée à la surface externe de l'épiderme. Ces écailles consistent en papilles dermiques et épidermiques, et elles sont recouvertes par une portion épaissie d'une cuticule composée de deux couches, qui se développe sur toute la surface du corps par kératinisation de la partie superficielle de l'épiderme. Il peut se former des plaques osseuses dermiques en connexion avec ces écailles,

(*) E, épiderme. — C, couches du derme. — *d*, couche la plus superficielle du derme. — *p*, papille du derme. — *e*, couche muqueuse de l'épiderme. — *o*, couche d'émail.

mais, naturellement, elles ne s'unissent pas à la cuticule superficielle.

Les plumes sont probablement des modifications particulières de telles écailles. Elles naissent par durcissement de l'épiderme de papilles dermiques dont l'axe est vasculaire. Le duvet provisoire qui existe ordinairement au moment de l'éclosion résulte de la kératinisation de crêtes longitudinales de la couche muqueuse de l'épiderme des papilles, et chaque crête kératinisée devient une barbe de la plume. La couche cornée de l'épiderme forme un étui provisoire à la plume située au-dessous et en voie de développement. Lorsque les barbes sont complètement formées, la gaine se détruit, l'axe vasculaire se dessèche et les barbes deviennent libres excepté à leur base.

Sans entrer dans des détails étendus sur le développement des plumes permanentes, on peut remarquer que le *calamus*, ou tuyau, résulte de la transformation en un tube corné des deux couches de l'épiderme à la base de la papille. Le tuyau est ouvert à ses deux extrémités et porte le *vexillum* ou étendard de la plume. Dans une plume type, l'étendard se constitue au sommet de la papille par des épaississements en forme de crêtes de la couche muqueuse de l'épiderme disposés suivant un axe longitudinal et en continuité avec la couche muqueuse kératinisée du tuyau, et par des crêtes latérales. Ces crêtes deviennent ensuite l'axe (hampe ou rachis) et les barbes de la plume. La couche épidermique externe se transforme en un étui corné provisoire pour la plume proprement dite située au-dessous.

L'étendard étant formé, l'étui externe se déchire, le laissant complètement libre, et l'axe vasculaire se flétrit. La papille sur laquelle se forme la plume s'enfonce secondairement et de très bonne heure dans une fossette ou follicule, qui devient de plus en plus profonde à mesure que progresse le développement de la plume.

Les poils (Kölliker, n° 298) prennent naissance sur des prolongements solides de la couche muqueuse de l'épiderme, qui pénètrent dans le derme sous-jacent. Le poil lui-même résulte de la kératinisation des cellules axiales de l'un de ces prolongements et il est revêtu d'un étui formé d'une manière semblable par les cellules épidermiques les plus superficielles. Une petite papille dermique se développe à l'extrémité profonde du prolongement épidermique, aussitôt après que le poil a commencé à se former. Le premier indice du poil se montre immédiatement sur cette papille, mais bientôt il s'accroît en longueur, et lorsque son extrémité fait saillie à l'extérieur, le prolongement solide primitif de l'épiderme se transforme en une fossette (follicule) que remplit la racine du poil. Par leur mode de formation, les poils diffèrent des écailles comme les dents diffèrent des écailles placoïdes ordinaires, c'est-à-dire qu'ils se forment sur des saillies de l'épiderme dirigées en dedans, et non sur des papilles libres à sa surface.

Les ongles (Kölliker, N° 298) se développent sur des régions spéciales de l'épiderme connues sous le nom de lits primitifs de l'ongle. Ils résultent de la

kératinisation d'une couche de cellules qui fait son apparition entre les couches cornée et muqueuse de l'épiderme. Bientôt le bord antérieur devient libre, et l'accroissement ultérieur s'opère par addition de nouvelles cellules à la face inférieure et à l'extrémité radiculaire de l'ongle.

Bien que l'ongle se montre d'abord dans l'intérieur de l'épiderme, cependant, sa situation en dehors de la couche muqueuse indique clairement avec quel groupe de formations épidermiques il doit être classé.

Formations squelettiques dermiques. — Nous avons vu que chez les Chordata, des formations squelettiques composées primitivement d'un élément épidermique et d'un élément dermique peuvent perdre le premier et se développer exclusivement dans le derme. Chez les Invertébrés, certaines formations squelettiques dermiques, dont les plus importantes sont les plaques du squelette des Echinodermes, ont un développement tout à fait indépendant de l'épiderme.

Glandes. — La partie sécrétante des diverses formations glandulaires qui se rattachent à la peau dérive invariablement de l'épiderme. Il paraît que chez les Mammifères ces glandes naissent toujours de la couche muqueuse à l'état de bourgeons centripètes solides (Kölliker, n° 298). L'extrémité interne de ces excroissances se dilate pour former la partie réellement glandulaire de l'organe, tandis que le pédoncule, qui unit la portion glandulaire à la surface externe, devient le conduit excréteur. Dans le cas des glandes sudoripares, la lumière du conduit excréteur s'établit en premier lieu et l'apparition de la cuticule prélude à sa formation ; elle se montre d'abord à l'extrémité profonde du conduit et s'étend de là vers l'extérieur (Ranvier, n° 311). Dans les glandes sébacées, la première sécrétion résulte d'une transformation graisseuse totale des cellules centrales de la glande.

La couche musculaire de la partie sécrétante des glandes sudoripares provient, d'après Ranvier (n° 311), d'une différenciation de la couche la plus profonde des cellules épidermiques.

Les glandes mammaires se développent essentiellement de la même manière que les autres glandes de la peau (1). Les glandes, de chaque côté, apparaissent d'abord comme un bourgeon solide de la couche muqueuse de l'épiderme. De ce bourgeon naissent des prolongements qui deviennent chacun une des nombreuses glandes dont se compose l'organe tout entier. Il existe deux types bien distincts quant aux rapports des conduits des glandes avec le mamelon (Gegenbaur, n° 313).

Épiderme en général.

(304) T. H. Huxley. Tegumentary organs. Todd's *Cyclopædia of Anat. and Physiol.*
(305) P. Z. Unna. Histol. u. Entwick. d. Oberhaut (*Archiv f. mikr. Anat.*, XV. 1876).
Voy. aussi Kölliker (N° 298).

(1) Voyez dans Creighton (n° 312) une manière de voir toute différente sur ce sujet.

Ecailles des Poissons.

(306) O. Hertwig. Ueber Bau u. Entwicklung der Placoidschuppen u. der Zahne d. Selachier (*Jenaische Zeitschrift*, VIII. 1874).

(307) O. Hertwig. Ueber Hautskelet d. Fische (*Morph. Jahrbuch*, II. 1876) (Siluroiden u. Acipenseridæ).

(308) O. Hertwig. Ueber d. Hautskelet d. Fische (Lepidosteus u. Polypterus). *Morph. Jahrbuch.*, V. 1879.

Plumes.

(309) Th. Studer. *Die Entwick. d. Federn.* Inaug. Diss. Bern, 1873.

(310) Th. Studer. Beitrage z. Entwick. d. Feder (*Zeit. für wiss. Zool.*, XXX. 1878).

Glandes sudoripares.

(311) M. S. Ranvier. Sur la structure des glandes sudoripares. *Comptes rendus*, 29 déc. 1879.

Glandes mammaires.

(312) C. Creighton. On the devel. of the Mamma and the Mammary function (*Journ. of Anat. and Phys.*, XI. 1877).

(313) C. Gegenbaur. Bemerkungen über die Milchdrüsen-Papillen der Saugethiere (*Jenaische Zeit.*, VII. 1873).

(314) M. Huss. Beitr. z. Entwick. d. Milchdrüsen bei Menschen u. bei Wiederkauern (*Jenaische Zeit.*, VII. 1873).

(315) C. Langer. Ueber d. Bau u. d. Entwicklung d. Milchdrüsen (*Denk. d. k. Akad. Wiss.* III. 1851).

CHAPITRE XV

SYSTÈME NERVEUX.

Origine du système nerveux.

Une des plus importantes découvertes embryologiques récentes est le fait que le système nerveux central, chez tous les Métazoaires où il est pleinement développé, dérive (avec quelques exceptions douteuses) de l'épiblaste primitif (1). Comme nous avons déjà vu que l'épiblaste représente principalement l'épiderme primitif, le fait que le système nerveux dérive de l'épiblaste implique que les fonctions du système nerveux central, remplies à l'origine par la peau tout entière, se sont graduellement concentrées dans une partie spéciale de la peau, qui s'éloigna progressivement de la surface pour devenir enfin, dans les types supérieurs, un organe bien défini englobé dans les tissus sous-dermiques.

Avant d'examiner en détail le développement comparatif du système nerveux, il convient de jeter un coup d'œil rapide sur l'état actuel de nos connaissances relativement à la marche générale de son évolution.

On peut étudier cette marche, soit au point de vue embryologique, soit par la comparaison de ses divers stades évolutifs conservés dans les formes vivantes. Les deux méthodes ont conduit à d'importants résultats.

Les faits embryologiques montrent que les cellules ganglionnaires de la partie centrale du système nerveux dérivent à l'origine des cellules épithéliales simples et non différenciées de la surface du corps, tandis que le système nerveux central lui-même résulte de la concentration de telles cellules dans des régions spéciales. Chez les Chordata au moins, les nerfs naissent comme des excroissances de l'organe central.

Un autre fait important établi par l'embryologie est que le système

(1) De nouvelles recherches sont nécessaires pour décider si quelque partie de ce système a une autre origine chez divers types, maintenant que les frères Hertwig ont montré qu'une partie du système naît de l'endoderme chez quelques Cœlentérés. O. Hertwig pense qu'il a aussi en partie une origine mésoblastique chez la *Sagitta;* mais ses observations sur ce point me semblent fort peu concluantes. Il serait très avantageux de rechercher, chez les Mammifères, l'origine du plexus d'Auerbach.

nerveux central et les parties impressionnables des organes des sens spéciaux, particulièrement des organes de la vision, dérivent souvent de la même portion de l'épiderme primitif. Ainsi, la rétine de l'œil des Vertébrés provient des deux lobes latéraux du cerveau antérieur primitif.

On peut en dire autant de l'œil composé de quelques Crustacés. Les ganglions sus-œsophagiens de ces animaux naissent, chez l'embryon, de deux épaississements de l'épiblaste des lobes procéphaliques. Ces épaississements se séparent graduellement de la surface en restant recouverts par une couche épidermique. Ils constituent alors les ganglions sus-œsophagiens ; mais en même temps que ces ganglions, ils forment les rétinules de l'œil — parties qui, en fait, correspondent aux bâtonnets et aux cônes de notre propre rétine. Les parties accessoires de ces organes de sens spéciaux, c'est-à-dire le cristallin de l'œil des Vertébrés, les lentilles cornéennes et les cônes cristallins de l'œil des Crustacés, dérivent de l'épiblaste, mais d'une manière indépendante, après la séparation de la partie qui devient le système nerveux central.

Chez les Méduses acraspèdes, le système nerveux central rudimentaire est formé d'un anneau isolé, composé de cellules sensorielles qui se prolongent en fibres nerveuses et entourent la tige des organes en forme de tentacules aux extrémités desquels sont situés les organes des sens.

Ces rapports étroits entre certains organes de sensibilité spéciale et les ganglions doivent sans doute être expliqués en supposant que les deux séries de formations ont réellement pris naissance *pari passu*.

Nous pouvons nous figurer le processus comme étant à peu près le suivant :

Il est probable que dans les organismes ancestraux simples, le corps tout entier était sensible à la lumière, mais qu'avec l'apparition de cellules pigmentaires sur certaines parties du corps, la sensibilité à la lumière s'est localisée dans les aires où s'étaient déposées les cellules de pigment. Cependant, comme il était nécessaire que les excitations reçues par de tels organes fussent transmises à d'autres parties du corps, quelques-unes des cellules de l'épiderme, qui tout d'abord n'étaient que sensibles comme les autres cellules épidermiques, se sont différenciées graduellement en cellules nerveuses spéciales dans le voisinage des taches de pigment. L'embryologie n'a pas encore jeté beaucoup de lumière sur les détails de cette différenciation ; mais l'étude de l'anatomie comparée fournit des raisons pour penser qu'elle s'est effectuée à peu près comme il suit : — Des cellules situées à la surface ont émis vers l'intérieur des prolongements protoplasmiques de nature nerveuse, qui se mirent en rapport avec des prolongements nerveux venant de cellules semblables situées en d'autres parties de la surface du corps. Les cellules pourvues de ces prolongements s'éloignèrent alors de la surface et formèrent une couche plus profonde de l'épiderme au-dessous des cellules sensibles de l'organe de la vision. Elles demeurèrent unies avec ces dernières cellules par

des filaments protoplasmiques et elles arrivèrent ainsi à former, au-dessous de l'organe de vision, un épaississement épidermique dont les cellules recevaient leurs excitations de celles de ce même organe, pour les transmettre à d'autres parties du corps. Un tel épaississement serait évidemment le rudiment d'un système nerveux central, et en fait, il est très semblable aux ganglions rudimentaires mentionnés plus haut chez les Acraspèdes. Il est facile de voir par quel procédé il a pu acquérir plus d'étendue et plus d'importance, et s'avancer progressivement vers l'intérieur, tout en restant uni, au moyen de filaments protoplasmiques qui deviendraient alors des nerfs, avec l'organe sensoriel situé superficiellement. L'œil rudimentaire aurait consisté simplement, à l'origine, en cellules sensibles à la lumière et en cellules ganglionnaires en connexion avec les premières, tandis qu'à une période ultérieure, des formations optiques, telles qu'une lentille capable de projeter sur lui une image des objets externes, s'y seraient ajoutées et auraient converti tout l'ensemble en un organe de vision proprement dit. Il est ainsi arrivé que, dans le développement de l'individu, la rétine se forme souvent au début en connexion avec le système nerveux central, tandis que les lentilles de l'œil dérivent de l'épiderme d'une manière indépendante et à une période ultérieure.

Une série de formes parmi les Cœlentérés et les Platyhelminthes nous fournissent des exemples de divers stades dans la différenciation du système nerveux central (1).

Chez les actinies, par exemple (O. et R. Hertwig, n° 321), il n'existe aucun organe de sens spécial, ni système nerveux central défini. Il y a cependant, disséminées à travers les téguments et le revêtement du tube digestif, de nombreuses cellules épithéliales modifiées d'une manière particulière, et qui sont sans doute des organes sensoriels délicats. Elles sont pourvues d'une longue soie à leur extrémité libre et se continuent du côté interne en de fins prolongements qui pénètrent dans la partie profonde de la couche épithéliale des téguments ou de la paroi digestive. Enfin, elles se réunissent en un fin réseau de fibres protoplasmiques qui constitue une couche particulière immédiatement au-dessous de l'épithélium. Les fils de ce réseau sont sans doute de nature essentiellement nerveuse. Outre ces fibres, on trouve dans le réseau des cellules offrant le même caractère que les cellules ganglionnaires multipolaires du système nerveux des Vertébrés, et certaines d'entre elles sont caractérisées par l'envoi d'un prolongement dans l'épithélium situé au-dessus. De telles cellules sont évidemment intermédiaires entre les cellules neuro-épithéliales et les cellules ganglionnaires, et il est probable que les cellules

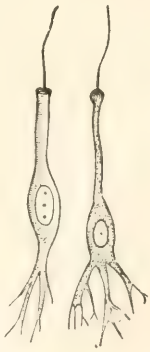


Fig. 252. — Cellules sensorielles neuro-épithéliales d'*Aurelia aurita* (emprunté à Lankester, d'après Schäfer).

(1) Nos connaissances sur ce sujet sont particulièrement dues aux frères Hertwig (nos 320 et 321), Eimer (n° 318), Claus (n° 317), Schafer (n° 326) et Hubrecht (n° 323).

nerveuses ne sont, en fait, que des cellules sensorielles qui ont pénétré vers l'intérieur et perdu leur caractère épithélial.

Chez les Méduses craspédotes (O. et R. Hertwig, n° 320), la différenciation du système nerveux est portée un peu plus loin. Il existe ici un double anneau nerveux défini, situé au niveau de l'insertion du velum et ordinairement en relation avec les organes des sens. Les deux cordons qui composent l'anneau appartiennent respectivement aux couches épithéliales de la surface supérieure et de la surface inférieure du velum et ne sont pas séparés de ces couches; ils sont formés de fibres nerveuses délicates et de cellules ganglionnaires. L'épithélium qui recouvre les anneaux nerveux renferme des cellules sensorielles (fig. 253) terminées, à leur extrémité libre, par une soie rigide, à l'extrémité opposée par un prolongement nerveux qui s'unit aux fibres nerveuses de l'anneau. Entre de telles cellules et les véritables cellules ganglionnaires on a trouvé un type intermédiaire (fig. 253, B), dans lequel un prolongement des cellules se dirige entre les cellules épithéliales vers la surface externe, mais sans l'atteindre. Ces cellules, comme les frères Hertwig l'ont fait remarquer, sont manifestement des cellules sensorielles partiellement transformées en cellules ganglionnaires.

Un type encore plus élevé de système nerveux a été rencontré chez quelques Némertines primitives (Hubrecht, n° 323) : il consiste en une paire de ganglions céphaliques volumineux et deux cordons ganglionnaires latéraux bien développés, situés immédiatement au-dessous de l'épiderme ; mais au lieu d'émettre des nerfs définis, comme chez les animaux dont le système nerveux est pleinement différencié, ces cordons sont reliés à un plexus nerveux sous-dermique continu.

Des caractères embryologiques et anatomiques du système nerveux

Fig. 253. — Cellules isolées de l'anneau nerveux supérieur de la *Carmarina hastata* (d'après O. et R. Hertwig) (*).

qui viennent d'être signalés découlent les conclusions générales suivantes sur l'évolution du système nerveux :

(*) A, cellule sensorielle neuro-épithéliale. — *c*, poil sensoriel. — B, cellule de transition entre une cellule neuro-épithéliale et une cellule ganglionnaire.

1° Le système nerveux des Métazoaires supérieurs semble s'être développé pendant le cours d'une longue série de générations par différenciation de quelques-unes des cellules épithéliales superficielles du corps, bien qu'il soit possible que certaines parties du système aient pris naissance par une différenciation de l'épithélium intestinal.

2° Une des premières particularités de la différenciation a consisté dans la production d'une série de fins prolongements de l'extrémité interne de certaines cellules épithéliales qui, en même temps, se différencièrent d'une manière spéciale en cellules sensorielles (fig. 252 et 253).

3° Ces prolongements s'unirent en un plexus nerveux sous-épithélial, dans lequel des cellules ganglionnaires dérivées de cellules sensorielles qui s'étaient dirigées vers l'intérieur et avaient perdu leur caractère épithélial, constituèrent bientôt un élément important.

4° En certains points du réseau nerveux, qui s'étendait sans doute sur tout le corps, survinrent des différenciations, en partie par la formation d'organes de sensibilité spéciale, en partie par d'autres manières, d'où résulta un système nerveux central. Ce système fut tout d'abord en continuité avec l'épiderme ; mais il s'en sépara pour s'enfoncer plus profondément.

5° Des nerfs tels que nous les rencontrons dans les types supérieurs prirent naissance par des différenciations spéciales du réseau nerveux, et rayonnèrent des diverses parties du système nerveux central.

Jusqu'à présent, les points suivants, entre autres, restent très obscurs :

1° La manière dont les prolongements protoplasmiques des cellules épidermiques primitives se sont unis ensemble de façon à former un réseau de fibres nerveuses établissant une communication nerveuse entre les diverses parties du corps.

2° Le processus par lequel les nerfs se sont mis en rapport avec les muscles, de manière qu'une excitation reçue par une cellule nerveuse fût transmise au muscle et en déterminât la contraction.

Comme il a été établi dans le résumé précédent, il est probable que le réseau nerveux dut son origine aux prolongements des cellules sensorielles. Vraisemblablement, les prolongements des différentes cellules se rencontrèrent d'abord, se fusionnèrent ensuite et, se ramifiant davantage, constituèrent enfin un réseau compliqué.

La recherche des relations primitives entre le réseau nerveux et le système musculaire est un sujet de pure spéculation. Les cellules musculaires primitives consistent en cellules épithéliales munies de prolongements musculaires (fig. 254) ; mais les branches du réseau nerveux n'ont été suivies chez aucun Cœlentéré, à l'exception des Cténophores, jusqu'à leur union avec les muscles. Dans les types supérieurs, la continuité entre les nerfs et les muscles par l'intermédiaire de plaques motrices terminales a été amplement observée. Même chez les Cœlentérés, il résulte clairement des expériences de Romanes que des excitations reçues par les nerfs sont susceptibles d'être

transmises aux muscles, et que par conséquent il doit y avoir une relation entre les nerfs et les muscles. Comment s'est établie cette relation?

Avant que des cellules épithéliales munies de prolongements nerveux fussent connues, Kleinenberg (n° 324) en avait découvert dans l'Hydre qui étaient pourvues de prolongements musculaires (fig. 254); il fit remarquer que l'Hydre montre la possibilité de l'existence de tissus nerveux et musculaire sans système nerveux central, et il admit que la partie épithéliale des cellules myo-épithéliales était un organe sensoriel, tandis que la partie unissant la première aux prolongements contractiles était un nerf rudimentaire. Il supposa en outre que dans l'évolution ultérieure de ces éléments la partie épithéliale de la cellule devenait une cellule ganglionnaire, en même temps que la partie qui unissait celle-ci au prolongement musculaire s'allongeait de manière à former un véritable nerf. La découverte de cellules neuro-épithéliales situées immédiatement à côté de cellules myo-épithéliales prouve que cette théorie doit en partie être abandonnée, et qu'on doit chercher une autre explication de la continuité entre les nerfs et les muscles. L'explication hypothétique qui se présente le plus immédiatement est celle de la fusion.

Fig. 254. — Cellules myo-épithéliales de l'Hydre (emprunté à Gegenbaur, d'après Kleinenberg) (*).

Il semble très possible que beaucoup de cellules épithéliales de l'épiderme et des parois du tube digestif aient été à l'origine munies de prolongements, dont le protoplasme, semblable à celui des Protozoaires, remplissait à la fois les fonctions de nerfs et de muscles, et que ces prolongements se soient unis entre eux en un réseau. De telles cellules seraient très semblables aux cellules neuro-musculaires de Kleinenberg. Par une différenciation ultérieure, quelques-unes des cellules formant ce réseau ont pu devenir spécialement contractiles, la partie épithéliale des cellules cessant de remplir une fonction nerveuse, tandis que d'autres cellules perdaient leur contractilité et devenaient exclusivement nerveuses. Nous aurions ainsi des cellules neuro-épithéliales et des cellules myo-épithéliales dues les unes et les autres à une différenciation du réseau primitif, et en même temps s'expliqueraient les connexions entre ces deux sortes de cellules. En outre, cette hypothèse s'accorde très bien avec les caractères du système neuro-musculaire tel que nous le trouvons chez les Cœlentérés.

Origine du système nerveux.

(316) F. M. Balfour. Address to the Department of Anat. and Physiol. of the British Association. 1880.

(317) C. Claus. Studien üb. Polypen u. Quallen der Adria. I. Acalephen. Discomedusen *Denk. d. math.-naturwiss. Classe der k. Akad. Wiss. Wien*, XXXVIII. 1877.

(318) T. Eimer (*Zoologische Studien aus Capri. I. Ueber Beroë ovatus. Ein Beitrag z. Anat. d. Rippenquallen.* Leipzig, 1873).

(319) V. Hensen. Zur Entwicklung d. Nervensystems (*Virchow's Archiv*, XXX. 1864).

(320) O. and R. Hertwig. *Das Nervensystem u. d. Sinnesorgane d. Medusen.* Leipzig, 1878.

(*) *m*, fibres contractiles, prolongements de cellules.

(321) O. and R. Hertwig. Die Actinien anat. u. histol. mit besond. Berücksichtigung d. Nervenmuskelsystem untersucht (*Jenaische Zeitschrift*, XIII. 1879).
(322) R. Hertwig. Ueb. d. Bau d. Ctenophoren (*Jenaische Zeitschrift*, XIV. 1880).
(323) A. W. Hubrecht. The Peripheral nervous System in Palæo and Schizonemertini, one of the layers of the body-wall (*Quart. Journ. of micr. Science*, XX. 1880).
(324) N. Kleinenberg. *Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung*. Leipzig, 1872.
(325) A. Kowalevsky. Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden (*Mém. Acad. Pétersbourg*, 7e sér., XVI. 1871).
(326) E. A. Schaeffer. Observations on the nervous system of Aurelia aurita (*Phil. Trans.* 1878).

Système nerveux des Invertébrés. — Notre connaissance du développement du système nerveux central est encore très imparfaite pour beaucoup de groupes d'Invertébrés. Chez les Échinodermes et quelques Chétopodes, il n'est jamais séparé de l'épiderme, et dans des cas semblables son origine est évidente, en dehors de tout témoignage embryologique.

Dans la plupart des groupes, on peut ramener le système nerveux au type d'une paire de ganglions céphaliques continués en arrière par deux cordons pourvus de cellules nerveuses, qui peuvent se réunir sur le côté ventral ou rester plus ou moins largement écartés, enfin se diviser ou non en segments. Il peut s'y ajouter en outre divers ganglions viscéraux, et dans certains cas, quelques parties du système se simplifient beaucoup ou se modifient d'une manière particulière. Le système nerveux des Platyhelminthes (lorsqu'il existe), des Rotifères, des Brachiopodes, des Polyzoaires (?), des Mollusques, des Chétopodes, des Discophores, des Géphyriens, des Trachéates et des Crustacés, de divers petits groupes d'Arthropodes (Pœcilopodes, Pycnogonides, Tardigrades, etc.), des Chætognathes (?) et des Myzostomiens, appartient probablement à ce type.

Le système nerveux des Échinodermes ne peut être ramené à ce type, et il en est de même, dans l'état actuel de nos connaissances, de celui des Némathelminthes et des Entéropneustes.

C'est seulement chez les membres de la première série de groupes que des observations satisfaisantes ont été faites sur le développement du système nerveux, et même pour ces groupes, les observations qui ont quelque prétention à être complètes sont limitées à certaines formes de Chétopodes, d'Arthropodes et de Mollusques. Un exposé des observations incomplètes relatives aux autres groupes, là où de telles observations ont été faites, se trouve dans la partie systématique de cet ouvrage.

Chétopodes. — La description la plus détaillée que nous possédions sur le développement du système nerveux central des Chétopodes est due à Kleinenberg (n° 329).

Le ganglion sus-œsophagien avec la commissure œsophagienne se développe indépendamment du cordon ventral. Il naît tout près de la

paroi dorsale de l'œsophage, à l'extrémité antérieure de la tête (fig. 255), sous la forme d'un épaississement épiblastique impair qui se sépare de l'épiblaste, s'étend obliquement en arrière et en bas en s'arquant légèrement, et dont les extrémités inférieures sont un peu renflées. La portion interne de cette ébauche incurvée se change en fibres nerveuses commissurales, tandis que la portion externe et supérieure revêt les caractères de cellules ganglionnaires. Les fibres commissurales se continuent en bas à la rencontre de la chaîne ventrale, mais leur union avec cette dernière formation ne s'effectue qu'à une période avancée de la vie embryonnaire.

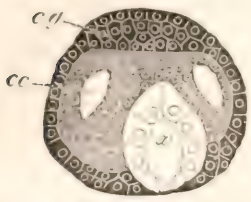


Fig. [illegible] — Coupe transversale de la tête d'un jeune embryon de *L[illegible] trapezoides* (d'après Kleinenberg) (*).

La chaîne ventrale se forme par la coalescence d'une paire de cordons linéaires dont le développement se fait d'avant en arrière, de sorte que la partie antérieure est déjà bien développée, que la postérieure est à peine différenciée. Ces cordons naissent, un de chaque côté, d'un sillon ventral cilié, d'abord sous la forme d'une seule et dans la suite de plusieurs rangées de cellules épiblastiques (fig. 256, *Vg*). Pendant qu'ils sont encore unis à l'épiblaste externe, ils s'étendent au-dessous (1) des cellules qui tapissent le sillon ventral et se réunissent en une bande nerveuse unique, dont la section bilobée indique cependant la double origine. Avant la réunion des deux cordons, le sillon qui les sépare devient un peu plus profond; mais dans la suite il se comble et disparaît. Avant de se séparer de l'épiblaste, la bande nerveuse présente, correspondant aux segments mésoblastiques, des renflements et des étranglements alternatifs : les premiers deviennent les ganglions, les seconds les troncs qui les unissent.

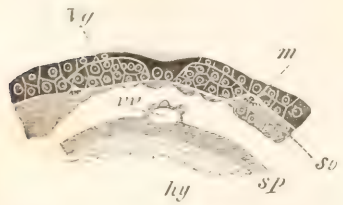


Fig. 256. — Coupe transversale d'une partie de la paroi ventrale du tronc d'un embryon de *Lumbricus trapezoides* (d'après Kleinenberg) (**).

Aussitôt après sa séparation de l'épiblaste, la chaîne s'entoure d'une gaine formée de mésoblaste somatique. Sur le côté dorsal de chacun des renflements ganglionnaires apparaît ensuite une paire d'aires dont la substance ponctuée se différencie elle-même bientôt en fibres nerveuses. En s'unissant d'un côté à l'autre, ces aires donnent naissance

(1) En réalité c'est au-dessus (Tr.).

(*) [illegible] céphalique. — *cc*, portion céphalique de la cavité générale. — *x*, œsophage.

(**) [illegible] longitudinaux. — *m*, mésoblaste somatique. — *sp*, mésoblaste splanchnique. — *hy*, hypoblaste. — *Vg*, chaîne nerveuse ventrale. — *vv*, vaisseau ventral.

aux commissures transversales, et, par leur coalescence d'un même côté, aux commissures longitudinales de la chaîne. Les parties cellulaires de celle-ci qui entourent les commissures se transforment en une enveloppe ganglionnaire de cette chaîne.

Sur chaque ganglion, les cellules de ce revêtement ganglionnaire pénètrent dans la chaîne en formant une cloison médiane. Bientôt se produit une fissure, qui divise en deux cette cloison et se continue ensuite sur toute la longueur de la chaîne.

Arthropodes. — Chez les Trachéates et les Crustacés, le développement de la chaîne ventra se fait en général de la même manière que chez les Chétopodes, tandis que celui des ganglions sus-œsophagiens est, dans la règle, un peu plus compliqué. Aucune preuve évidente de l'indépendance du développement de ces deux parties, comme dans le cas des Chétopodes, n'a jusqu'à présent été produite.

Le type de système nerveux le plus primitif parmi les Trachéates est celui du Péripate, chez lequel il se compose de ganglions sus-œsophagiens volumineux qui se continuent par une paire de gros cordons ventraux largement séparés, mais unis en arrière au-dessus de l'anus. Ces cordons ont un revêtement de cellules ganglionnaires sur toute leur longueur et se divisent imparfaitement en ganglions dont le nombre correspond à celui des membres.

Les cordons ventraux se forment de deux bandelettes épiblastiques séparées (fig. 257, *v.n*), qui sont en continuité en avant avec une paire d'épaississements des lobes procéphaliques ; ces épaississements, qui sont tout d'abord indépendants l'un de l'autre, donnent naissance à une grande partie des ganglions sus-œsophagiens. Après que ces derniers se sont séparés de l'épiblaste, une invagination de la portion de ce feuillet qui les recouvre se développe sur chaque lobe (fig. 258), et, se séparant par un étranglement de l'épiblaste superficiel, qui devient l'épiderme, forme une partie importante des ganglions sus-œsophagiens définitifs.

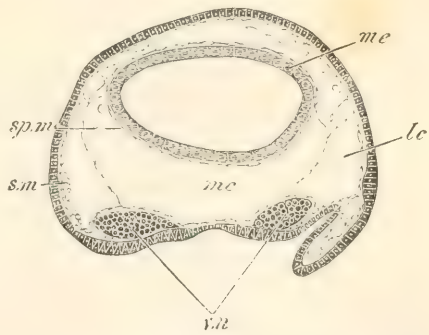


Fig. 257. — Coupe du tronc d'un embryon de *Peripatus*. L'embryon auquel est empruntée la préparation est un peu plus jeune que celui représenté dans la figure 258) (*).

Le mode de développement du système nerveux est essentiellement le même chez les Arachnides, et le lecteur en trouvera dans le premier volume, p. 418-421, un exposé détaillé chez les Araignées. Les cordons

(*) *sp.m*, mésoblaste splanchnique. — *s.m*, mésoblaste somatique. — *me*, chambre médiane de la cavité générale. — *lc*, chambre latérale. — *v.n*, cordon nerveux ventral. — *me*, mésentéron.

ventraux naissent ici sous la forme de rubans indépendants et d'abord largement espacés (fig. 259, *vn*), qui pendant longtemps restent séparés; dans la suite ils se divisent en ganglions et s'unissent par des commissures transversales.

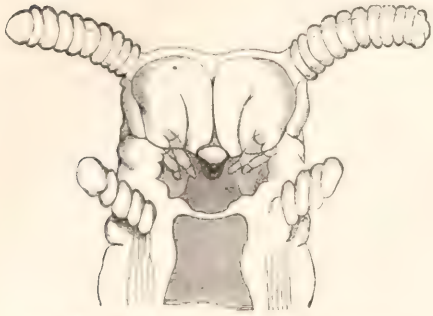


Fig. 258. — Tête d'un embryon de *Peripatus* (emprunté à Moseley) (*).

Les ganglions sus-œsophagiens se forment des lobes procéphaliques (fig. 260) comme deux épaississements indépendants, qui finissent par se séparer du tégument superficiel. Toutefois, il se développe sur chacun d'eux une gouttière semi-circulaire (fig. 260, *gr*) qui, tapissée par l'épiblaste superficiel, se détache de la peau et s'invagine pour former une partie des ganglions.

On observe, chez les Insectes, un mode semblable de développement, aussi bien des cordons ventraux que des ganglions sus-œsophagiens (fig. 261). Les cordons ventraux sont cependant beaucoup moins lar-

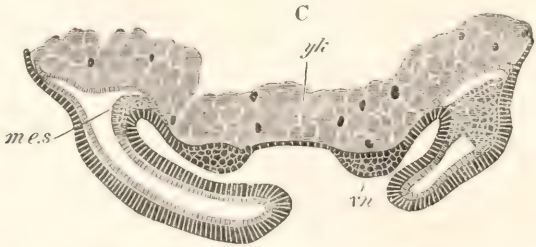


Fig. 259. — Coupe transversale de la plaque ventrale de l'*Agelena labyrinthica* (**).

gement séparés que chez les Araignées, et ils se réunissent de bonne heure sur la ligne médiane. Chez les Lépidoptères (Hatscheck), l'épiblaste invaginé sur les ganglions sus-œsophagiens a la forme d'une fossette située sur le bord dorsal des antennes.

Hatscheck rapporte qu'il se produit, entre les deux cordons ventraux, une invagination de la partie médiane de la peau, pour les détails de laquelle je dois renvoyer le lecteur à la page 384 du premier volume. Il a énoncé des faits

(*) La figure montre les mandibules et près d'elles les invaginations épiblastiques qui se développent en ganglions sus-œsophagiens. Les antennes, la cavité buccale et les papilles orales sont aussi représentées.

(**) Les cordons ventraux ont commencé à se former comme des épaississements de l'épiblaste et les membres ont apparu.

mes, somite mésoblastique. — *vn*, cordon nerveux ventral. — *yk*, vitellus.

plus ou moins semblables à l'égard du lombric terrestre; mais l'exactitude de ses observations dans les deux cas inspire des doutes sérieux.

Des recherches approfondies sur le développement du système nerveux des Crustacés font encore défaut; un exposé assez complet de ce

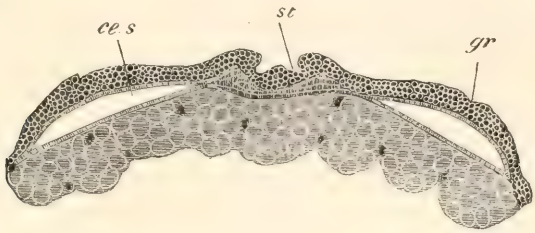


Fig. 260. — Coupe des lobes procéphaliques d'un embryon d'*Agelena labyrinthica* (*).

que nous connaissons sur ce sujet a été donné à la page 487 du premier volume. Il paraît que la chaîne ventrale peut naître soit comme un

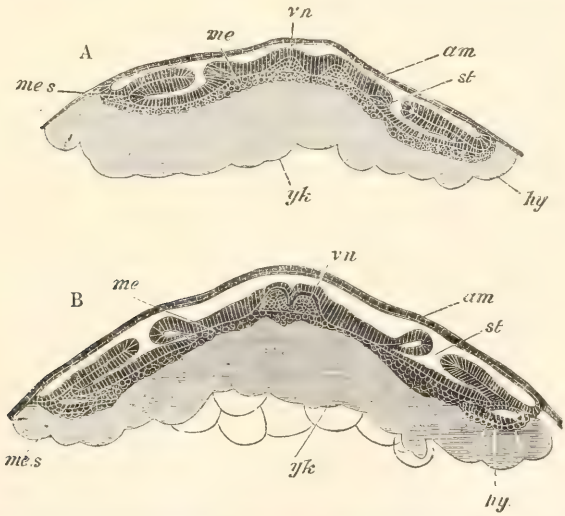


Fig. 261. — Deux coupes transversales de l'embryon d'*Hydrophilus piceus* (d'après Kowalevsky) (**).

épaississement impair de l'épiblaste (Isopodes), sur lequel cependant on voit un sillon médian peu profond, soit de deux cordons qui se

(*) *st*, stomodæum. — *gr*, coupe de la gouttière semi-circulaire du lobe procéphalique. — *ce.s*, portion céphalique de la cavité générale.

(**) A, coupe transversale d'un embryon dans la région de l'un des stigmates.

B, coupe transversale d'un autre embryon.

vn, chaîne nerveuse ventrale. — *am*, amnios et membrane séreuse. — *me*, mésoblaste. — *me.s*, mésoblaste somatique. — *hy*, hypoblaste (?). — *yk*, cellules vitellines (hypoblaste véritable). — *st*, stigmate trachéen.

réunissent dans la suite (1). On ne sait pas encore jusqu'à quel point, dans le premier cas, les ganglions sus-œsophagiens sont habituellement en continuité avec la chaîne ventrale. Chez l'*Astacus*, dont les premiers stades ont été soigneusement étudiés par Reichenbach (n° 331), cette continuité existe; les ganglions sus-œsophagiens ont en outre, d'après la description de cet auteur, une origine assez compliquée. Cinq éléments concourent à leur formation. Ils consistent d'abord en une paire de fossettes qui se creusent sur les lobes procéphaliques et deviennent très profondes pendant le stade *Nauplius;* elles sont en continuité avec une paire de bourrelets épiblastiques qui contournent la bouche et rejoignent les cordons ventraux décrits ci-dessus. On croit que les parois des fossettes servent à former la partie des ganglions embryonnaires qui donne naissance à la rétine ainsi qu'aux ganglions optiques. Les bourrelets forment le reste des ganglions et les commissures œsophagiennes, tandis que le cinquième élément provient d'une invagination médiane en avant de la bouche, qui apparaît beaucoup plus tardivement que les autres parties.

On regarde les ganglions sus-œsophagiens des Isopodes comme dus à des épaississements des lobes procéphaliques, qui finissent par se séparer de l'épiderme.

Tout d'abord la chaîne ventrale n'est pas segmentée; mais elle se subdivise bientôt par une série d'étranglements en ganglions dont le nombre correspond à celui des segments. Le développement des portions commissurales et ganglionnaires se fait à peu près comme chez les Chétopodes.

Les Géphyriens sont très voisins des types dont il a été parlé jusqu'ici; mais chez les Inermes, la chaîne ventrale se forme comme un épaississement impair de l'épiblaste. Chez l'*Echiurus*, comme l'a montré Hatscheck dans un intéressant mémoire sur la larve de cette espèce, mémoire qui a paru depuis la publication du premier volume, il existe une paire de cordons ventraux (2). Ces cordons subissent une segmentation correspondante à la segmentation générale du corps qui disparaît plus tard. Ils se réunissent sur la ligne médiane, et Hatscheck pense, conformément à ses vues générales sur ce sujet, que leur union s'établit au moyen d'un cordon médian d'épiblaste invaginé. Dans la suite ils perdent leur segmentation. Les ganglions sus-œsophagiens se forment comme un épaississement impair médian du lobe procéphalique. Aucune trace de segmentation de la chaîne ventrale n'a été observée par Spengel chez la *Bonellia*, et dans ce genre, le ganglion sus-œsophagien apparaît comme un ruban impair.

Dans tous les groupes mentionnés plus haut, le système nerveux

(1) Reichenbach (n° 331) admet que les parois de la gouttière entre les deux cordons ventraux s'invaginent et prennent part à la formation de la chaîne ventrale.

(2) Hatscheck, *Ueber Entwicklungsgeschichte d. Echiurus* (*Arbeit. a. d. Zool. Instit. Wien*, vol. III, 1880).

offre manifestement le même type de développement, avec diverses modifications.

Il se forme de deux parties, les ganglions sus-œsophagiens et la chaîne ventrale.

Dans les formes les plus simples, les Chétopodes et les Géphyriens, on décrit ordinairement les ganglions sus-œsophagiens comme naissant au sommet du lobe préoral d'un épaississement impair qui, dans la plupart des cas, devient par la suite bilobé.

Chez les Arthropodes, le lobe préoral impair des Chétopodes se trouve remplacé par les lobes dits procéphaliques, qui sont eux-mêmes bilobés, et les ganglions sus-œsophagiens apparaissent comme deux moitiés indépendantes. On observe généralement aussi d'autres complications dans le développement.

Jusqu'ici on manque de preuves suffisantes pour décider si les ganglions sus-œsophagiens se sont développés primitivement en continuité avec les cordons ventraux, ou indépendamment de ces cordons.

La chaîne ventrale apparaît dans l'embryon comme *deux cordons non segmentés et indépendants*, bien que dans certains cas (quelques Crustacés et Géphyriens) ces cordons naissent, par une abréviation dans le développement, sous la forme d'un épaississement médian impair de l'épiblaste.

La forme du système nerveux des Chétopodes, des Arthropodes et des Géphyriens dérive par conséquent d'une manière évidente, comme Gegenbaur l'a signalé le premier, d'un type plus ou moins semblable à celui qu'on trouve actuellement chez les Némertes; peut-être résulte-t-il, ainsi qu'il a été indiqué dans le chapitre sur les formes larvaires (voy. p. 349), de l'allongement d'un anneau circulaire dont l'extrémité antérieure est devenue les ganglions sus-œsophagiens, les parties latérales les cordons latéraux, tandis que la partie postérieure s'est conservée dans quelques formes par la réunion des cordons ventraux au-dessus de l'anus (*Enopla* et *Peripatus*).

Mollusques. — Tandis que l'anatomie du système nerveux des Mollusques, particulièrement de certains genres primitifs (*Chiton*, *Haliotis*, *Fissurella*, etc.), laisse à peine douter qu'il ne soit disposé sur le même type que celui des groupes dont il vient d'être parlé, son développement, autant que nos connaissances incomplètes nous permettent de nous prononcer catégoriquement sur ce sujet, suit une marche un peu anormale (1).

Chez les Gastéropodes et les Ptéropodes, les ganglions sus-œsophagiens se forment très probablement soit comme une paire d'épaississements dans le champ du voile, soit comme deux fossettes invaginées qui apparaissent sur le voile, se séparent de sa surface et deviennent ensuite pleines (*Hyaleacea* et *Limax*). Dans les deux cas, le développement des ganglions sus-œsophagiens

(1) Voyez vol. I, p. 255, 256.

paraît être absolument indépendant de celui des ganglions pédieux. Ceux-ci, comme on pouvait s'y attendre, sont plus précoces dans leur développement et plus constants que les divers ganglions viscéraux ; et si les vues exposées plus haut sont exactes, ils sont les homologues de la chaîne ventrale des Chétopodes et des Arthropodes. Les détails de leur développement sont très imparfaitement connus.

Les données les plus précises sur ce sujet, que l'on doit à Bobretzky et à Fol, nous conduiraient à supposer qu'ils prennent naissance dans le mésoblaste : mais il semble plus probable qu'ils sont dus à des épaississements (de l'épiblaste) sur les côtés du pied.

Chez les Céphalopodes, tous les ganglions sont considérés comme dus à une différenciation du mésoblaste (Lankester, Bobretzky).

Hatschech (1) a donné récemment une description détaillée du développement des ganglions sus-œsophagiens et pédieux chez le *Teredo*. Il trouve que les premiers proviennent d'un épaississement impair de l'épiblaste au centre du champ du voile, et les derniers, d'un épaississement semblable sur le côté ventral du corps entre la bouche et l'anus. Il paraît ainsi que ces deux paires de ganglions se développent indépendamment l'une de l'autre.

(327) F. M. Balfour. Notes on the development of the Araneina (*Quart. J. of Micr. Science*, XX. 1880).

(328) B. Hatscheck. Beitr. z. Entwicklung d. Lepidopteren (*Jenaische Zeitschrift*, XI. 1877).

(329) N. Kleinenberg. The development of the Earthworm, Lumbricus Trapezoides (*Quart. J. of Micr. Science*, XIX. 1879).

(330) A. Kowalevsky. Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden (*Mém. Acad. Pétersbourg*, 8e sér., XVI. 1871).

(331) H. Reichenbach. Die Embryonalanlage u. erste Entwick. d. Flusskrebses (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIX. 1877).

SYSTÈME NERVEUX CENTRAL DES VERTÉBRÉS (2)

La manière dont l'axe cérébro-spinal se forme de la lame médullaire chez les Chordata a déjà été traitée avec détails (p. 282-284). Avant d'examiner la valeur morphologique des diverses parties de cet axe, il convient de décrire les traits les plus importants de son ontogénie. Dans ce but, les deux parties dans lesquelles l'axe nerveux se divise de bonne heure, c'est-à-dire la moelle épinière et l'encéphale, seront traitées successivement.

La moelle épinière, bientôt après la fermeture du canal médullaire, affecte, chez tous les Vertébrés proprement dits, la forme d'un tube ovalaire, dont les parois ont une épaisseur sensiblement uniforme et se composent de plusieurs assises de cellules allongées. A mesure que progresse le développement, ce cordon s'accroît d'ordinaire verticale-

(1) Hatscheck, *Ueber Entwicklungsgeschichte von Teredo* (*Arbeit. a. d. Zool. Instit. Wien.*, vol. III. 1880).

(2) Pour le développement du système nerveux central chez l'*Amphioxus* et les Tuniciers, le lecteur est renvoyé aux chapitres qui traitent de ces deux groupes.

ment sur une coupe transversale, et le canal central dont il est creusé s'étend également dans le même sens. Les variations de forme du canal neural à des périodes différentes et dans les diverses parties du corps sont considérables, et il semble tout à fait dépourvu d'intérêt d'essayer de les décrire dans l'état actuel de nos connaissances (1). La figure 125 dans laquelle est représentée en coupe transversale la moelle épinière du Poulet au troisième jour montre les caractères de cette moelle au stade qui vient d'être décrit. Jusqu'à ce moment, les parois du canal neural ont laissé voir une structure uniforme. Il survient alors une série de changements dus à la différenciation 1° de l'épithélium du canal central; 2° de la substance grise de la moelle, et 3° de l'enveloppe externe de substance blanche.

L'époque relative à laquelle se développe chacune de ces parties n'a rien de constant dans les différentes formes de Vertébrés.

La substance blanche résulte vraisemblablement d'une différenciation des parties externes des cellules superficielles de la moelle en fibres nerveuses longitudinales qui, pendant une longue période, restent dépourvues de gaine médullaire. Sur des coupes transversales ces fibres apparaissent comme de fines ponctuations. La substance blanche forme à la substance grise une enveloppe transparente et paraît ne contenir ni noyaux ni cellules (2). Au début, la substance blanche peut se composer seulement de deux masses, une de chaque côté, formant une couche sur les parties ventrale et latérale de la moelle épinière sans s'étendre sur la face dorsale (Elasmobranches, fig. 200, W), ou bien en présenter quatre, savoir : un cordon antérieur et un cordon postérieur de substance blanche de chaque côté, situés au niveau de l'origine des racines nerveuses antérieures et postérieures (Poulet, embryon humain, etc.). Quelle que soit celle de ces deux formes sous laquelle la substance blanche fasse son apparition, elle consiste toujours, au début, en une couche d'une extrême ténuité, dont l'épaisseur s'accroît rapidement pendant les stades ultérieurs et qui s'étend de manière à recouvrir peu à peu toute la moelle épinière (fig. 262).

La commissure blanche antérieure se forme presque immédiatement après la première apparition de la substance blanche. La substance grise et l'épithélium central sont dus à une différenciation de la masse

(1) D'après Löwe, on pourrait toujours, à un stade précoce du développement, distinguer sur une coupe quelconque du canal central trois régions, savoir : 1° une fente ventrale étroite ; 2° un élargissement moyen et 3° une fente dorsale. Sans doute une telle forme peut souvent être observée ; mais mes propres observations ne m'ont pas conduit à y attacher une importance particulière.

(2) Ceci est d'abord applicable aux Élasmobranches ; mais à un stade plus avancé, on trouve de nombreuses cellules nerveuses dans la substance blanche, de sorte que la distinction entre les substances blanche et grise devient beaucoup moins accusée que dans les types supérieurs. Sous ce rapport, les Élasmobranches se rapprochent de l'*Amphioxus*.

principale de la moelle épinière. Les cellules externes perdent leur arrangement épithélique et, se prolongeant en fibres, donnent naissance à la substance grise, tandis que les cellules les plus internes conservent leur disposition primitive et constituent l'épithélium du canal neural. Le processus de formation de la substance grise semble marcher de dehors en dedans, de sorte que certaines cellules, qui ont un arrangement épithélique au moment où la substance grise se constitue, se transforment dans la suite en véritables cellules nerveuses.

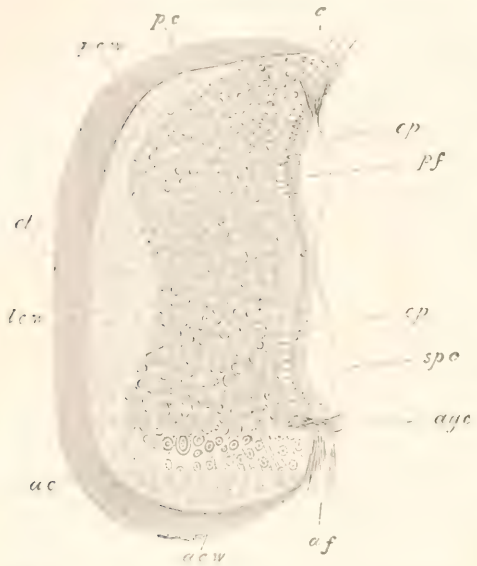


Fig. 262. — Coupe transversale de la moelle épinière d'un embryon de Poulet de sept jours *).

Ainsi qu'il a déjà été mentionné, l'épithélium central du système nerveux correspond probablement à la couche dite épidermique de l'épiblaste.

Bientôt la substance grise se prolonge du côté dorsal et du côté ventral en formant les cornes postérieures et les cornes antérieures. On peut suivre ses fibres principalement dans deux directions : 1° autour du bord antérieur du canal neural immédiatement en dehors de son épithélium, où elles atteignent la substance grise du côté opposé et forment de cette manière une commissure grise dans laquelle se produit un entre-croisement des fibres de chaque côté ; 2° du côté dorsal, le long de la face externe des parois latérales du canal.

Il n'existe à cette période aucune trace du sillon ventral ou du sillon dorsal, et la forme du canal central ne diffère pas beaucoup de ce qu'elle était auparavant. Cet état de la moelle épinière est particulièrement instructif, en ce qu'il est très voisin de celui qui est permanent chez l'*Amphioxus*.

Le premier phénomène important qui suit est la formation du sillon ventral ou antérieur. Ce sillon doit son origine à une extension vers le bas des cornes antérieures de la moelle épinière de chaque côté de

*) [illegible] cordon dorsal de substance blanche. — *lcw*, cordon latéral. — *acw*, cordon ventral. — [illegible] Le point où se développera le sillon dorsal. — *pc*, corne grise dorsale ou postérieure. — [illegible] grise antérieure. — *cp*, cellules épithéliales. — *agc*, commissure antérieure. — *pf*, portion [illegible] du canal central. — *spc*, portion ventrale. — *af*, sillon antérieur.

la ligne médiane. Les deux prolongements comprennent entre eux un espace à peu près linéaire — le sillon antérieur — dont la profondeur s'accroît dans les stades suivants (fig. 262, *af*).

Le sillon dorsal ou postérieur se forme plus tard que le précédent et accompagne l'atrophie de la portion dorsale du canal médullaire qui est relativement considérable dans l'embryon.

Son mode exact de formation me paraît encore entouré d'une certaine obscurité.

Dans les *Eléments d'embryologie*, la formation du sillon postérieur était décrite de la manière suivante (1) :

« Le septième jour, le fait le plus important est la formation du *sillon postérieur*.

« Ce sillon résulte de la disparition par résorption de la paroi supérieure du canal postérieur résultant de la subdivision longitudinale du canal neural en deux canaux parallèles.

« Entre les deux cornes postérieures de la moelle, l'épithélium qui forme la paroi de ce canal postérieur n'étant recouvert, sur la ligne médiane, ni de substance blanche, ni de substance grise, se résorbe le septième jour et transforme, par conséquent, le canal en une cavité de section cunéiforme, dont l'ouverture sur une coupe se trouve toutefois obturée d'une manière incomplète par un groupe ou amas triangulaire de cellules allongées (fig. 262, *c*). Au-dessous de ce groupe, s'ouvre le sillon, séparé du véritable canal par un intervalle étroit dans lequel les parois opposées du canal primitif se sont soudées. Dans la région lombaire et dans la région sacrée les deux canaux communiquent encore l'un avec l'autre.

« Nous voyons donc, ainsi que Lockhart Clarke l'a montré le premier, que le sillon antérieur et le sillon postérieur de la moelle sont absolument différents au point de vue morphologique. Le sillon antérieur n'est rien autre chose qu'un intervalle existant entre deux cordons de la moelle, tandis que le sillon postérieur est une partie du canal neural primitif, séparée du reste de l'ancien canal par la soudure des parois latérales dans leur partie moyenne (et c'est précisément ce reste de canal qui formera le véritable canal central de la moelle). »

J'avoue que je conserve quelques doutes sur l'exactitude de cette description.

Kölliker fait un exposé complet de l'oblitération graduelle du canal central ; mais je ne comprends pas parfaitement ses données relativement à la formation du sillon postérieur qui, en fait, ne semble mentionné qu'incidemment. D'après cet exposé, il semblerait que dans l'embryon humain une fente dorsale peu profonde et assez large se forme tout d'abord par l'apparition de deux saillies sur les cordons blancs postérieurs. En même temps que le canal central s'oblitère, cette fente devient plus étroite ; mais Kölliker n'indique pas d'une manière précise comment elle s'est approfondie pour devenir le sillon dorsal définitif.

(1) Foster et Balfour, *The Elements of Embryology*, trad. franç., p. 223. 1877.

Il me semble probable, bien que ce point exige encore de nouvelles recherches, que le sillon dorsal résulte directement de l'atrophie de la partie dorsale du canal central de la moelle épinière.

Les parois de ce canal se réunissent du côté dorsal, et la coalescence s'étendant peu à peu du côté ventral, le canal central se réduit finalement à un tube très étroit formé par la partie ventrale du canal primitif. La lame épithéliale résultant de la soudure de la portion supérieure des parois latérales du canal se résorbe graduellement.

Au moment où commence l'atrophie du canal central, son épithélium n'est recouvert du côté dorsal ni par la substance grise, ni par la substance blanche, de sorte qu'avec la réduction graduelle de la partie dorsale du canal et la résorption de la lame épithéliale formée par la fusion de ses parois latérales, il se produit une fente entre les deux moitiés de la moelle épinière : cette fente est le sillon postérieur ou dorsal. Dans le processus de sa formation, la substance blanche des cordons postérieurs s'étend de manière à en revêtir les parois, et bientôt après apparaît la commissure grise dorsale, qui dérive peut-être d'une partie de l'épithélium du canal central primitif.

Développement de l'encéphale.

L'encéphale tire son origine de la partie antérieure de la lame médullaire. Au moment où cette lame a commencé à se différencier, il n'est pas encore possible de distinguer entre elles la région de l'encéphale et celle de la moelle épinière. Cependant, la région encéphalique est ordinairement indiquée de très bonne heure par un élargissement de la lame médullaire ; mais elle ne se distingue pas nettement de la région de la moelle. Chez beaucoup d'Ichthyopsidiens [Elasmobranches (fig. 35, C.) et Amphibiens (fig. 84, A.)] la dilatation antérieure donne à la lame médullaire avant sa transformation en canal par la réunion de ses bords, une forme en spatule, qui manque ou est moins marquée chez les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères.

La longueur de l'encéphale comparée à celle de la moelle épinière est toujours très grande chez l'embryon, et dans les premières périodes du développement cette disproportion est particulièrement accusée, tous les somites du tronc n'étant pas encore formés. Chez les Elasmobranches, l'encéphale a environ le tiers de la longueur totale de l'embryon au stade qui suit immédiatement la clôture du canal médullaire.

La première différenciation de l'encéphale en parties distinctes s'observe de très bonne heure et peut survenir avant (Mammifères) ou pendant la réunion des replis médullaires. L'encéphale se divise d'abord par un simple étranglement transversal en deux lobes ou vésicules situés l'un à la suite de l'autre, puis le lobe postérieur se divise à son tour

en deux parties, d'où résultent trois lobes désignés sous les noms de cerveau antérieur, moyen et postérieur. Ce dernier est ordinairement le plus allongé. Dans quelques cas on peut à peine distinguer le stade à deux lobes. Cette division primitive de l'encéphale est représentée dans un grand nombre des figures qui précèdent. Le mieux pour le lecteur est peut-être de s'en tenir à la figure 116. Après la fermeture de la gouttière médullaire, la lumière du canal nerveux se continue sans interruption dans l'encéphale, mais présente une dilatation considérable au niveau de chacune des vésicules cérébrales.

Le lobe antérieur de l'encéphale devient les hémisphères cérébraux, le thalamencéphale, les vésicules optiques primitives et les parties qui s'y rattachent. Le lobe moyen forme les lobes optiques (*corpora bigemina* ou *corpora quadrigemina*, tubercules quadrijumeaux des Mammifères) et les pédoncules cérébraux, tandis que le lobe postérieur donne naissance au cervelet et à la moelle allongée.

Avant de décrire en détail les transformations par suite desquelles les vésicules cérébrales primitives deviennent les parties indiquées ci-dessus, il convient de dire quelques mots du développement général de l'encéphale.

La particularité la plus remarquable en rapport avec le développement général de l'encéphale est une incurvation de son axe appelée *flexion crânienne*. Cette flexion se produit au niveau du cerveau moyen et détermine l'inflexion du cerveau antérieur vers le côté ventral, de manière que l'axe de son plancher forme avec celui de la partie postérieure de l'encéphale, d'abord un angle droit, et en général, dans la suite, un angle aigu.

Pendant que ces changements s'opèrent, l'encéphale, au moins chez la plupart des Amniotes, prend d'abord la forme d'une cornue dont la vésicule cérébrale antérieure forme la panse; mais dans la suite cette forme disparaît à raison du grand développement de la vésicule du cerveau moyen qui termine l'axe longitudinal de l'embryon. Les figures 36, 83 et 126 représentent des embryons de divers types de Vertébrés à une période où le cerveau moyen forme la terminaison du grand axe du corps.

On admet généralement que la flexion crânienne atteint son maximum au stade représenté dans ces figures, et il n'est pas douteux que, observée de l'extérieur, elle n'offre des caractères moins marqués et ne disparaisse enfin graduellement à mesure que l'embryon devient plus âgé; mais, bien que le cerveau moyen cesse de former la terminaison du grand axe de l'embryon, la flexion crânienne s'accuse en réalité plus nettement chez beaucoup de formes, tandis que chez d'autres où on l'a vue s'amoindrir, elle ne disparaît jamais entièrement.

La comparaison des figures 263 et 264, qui représentent des coupes longitudinales de l'encéphale d'un embryon d'Elasmobranche à deux

stades différents, fera peut-être mieux comprendre les caractères généraux des changements qui s'opèrent. La flexion crânienne proprement dite, c'est-à-dire la flexion du plancher de l'encéphale, est évidemment plus considérable sur le plus âgé des deux cerveaux, bien que, vu extérieurement, l'axe de ce cerveau semble être tout à fait droit. Au stade le plus jeune (fig. 263), le cerveau moyen (*mb*) forme

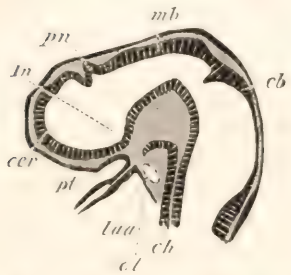


Fig. 263. — Coupe longitudinale de l'encéphale d'un jeune embryon de *Prostiurus* (*).

Fig. 264. — Coupe longitudinale de l'encéphale de *Scyllium canicula*, à une période avancée du développement (**).

l'extrémité du grand axe du corps, tandis qu'au stade plus âgé, les hémisphères cérébraux (*cer*) se sont considérablement accrus, surtout en avant et en haut. C'est ainsi qu'ils arrivent à se placer en avant du cerveau moyen et à former l'extrémité du grand axe du corps, en même temps qu'ils compriment contre le cerveau moyen le thalamencéphale originellement volumineux. On peut voir les mêmes traits généraux sur la figure 266, qui représente une coupe longitudinale de l'encéphale d'un embryon de Poulet, et sur la figure 271, qui représente une section semblable chez un Mammifère.

L'infundibulum, ou plutôt peut-être le point d'origine des nerfs optiques, doit être considéré comme la terminaison antérieure de l'axe de la base du cerveau.

La flexion crânienne est le moins accusée chez les Cyclostomes (fig. 269), les Téléostéens, les Ganoïdes et les Amphibiens; elle est au contraire très accentuée chez les Elasmobranches, les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères. Chez les Téléostéens, et plus encore chez les Cyclostomes, elle reste

(*) [illegible] rudiment de l'hémisphère cérébral. — *pn*, glande pinéale. — *In*, infundibulum. — *pt*, infundibulum destiné à former le corps pituitaire. — *mb*, cerveau moyen. — *cb*, cervelet. — *ch*, notochorde. — *cl*, tube digestif. — *laa*, artère de l'arc mandibulaire.

(**) [illegible] hémisphère cérébral. — *pn*, glande pinéale. — *op.th*, couche optique unie à sa congénère par une commissure (la commissure moyenne). On voit en avant un repli de la voûte du cerveau antérieur qui [illegible] le plexus choroïdien du troisième ventricule. — *op*, chiasma des nerfs optiques. — *p*[illegible] pituitaire. — *in*, infundibulum. — *cb*, cervelet. — *au.v*, passage par lequel la vésicule auditive communique avec l'extérieur. — *mel*, moelle allongée. — *C.in*, carotide interne.

toujours peu prononcée, à raison du faible développement des hémisphères cérébraux.

Outre la flexion crânienne, deux autres flexions se montrent à la base de l'encéphale : une postérieure à la jonction de l'encéphale et de la moelle épinière et une antérieure entre le cervelet et la moelle allongée, précisément au point où, chez les Mammifères, se forme le pont de Varole. De ces deux flexions, l'antérieure est la plus accusée et la plus constante ; on la voit sur la figure 266. Elle se développe beaucoup plus tard que la flexion crânienne principale, et comme elle est disposée en sens inverse de celle-ci, elle contribue dans une large mesure au redressement apparent de l'axe crânien.

Changements histogénétiques (1). — Les parois de l'encéphale sont d'abord très minces et formées, comme celles de la moelle épinière, de plusieurs couches de cellules fusiformes. Les prolongements de chacune de ces cellules sont décrits comme traversant toute l'épaisseur de la paroi. De bonne heure se forme, sur le plancher du cerveau postérieur et du cerveau moyen, une couche superficielle de fibres nerveuses délicates. Elle apparaît d'abord sur le plancher et sur les côtés du cerveau postérieur, puis très peu après ou en même temps, sur les mêmes parties du cerveau moyen. Les cellules situées en dedans des fibres nerveuses se différencient en une couche épithéliale interne qui tapisse les cavités des ventricules, et en une couche externe de substance grise.

L'examen d'une bonne série de coupes montre d'une manière évidente la concordance dans l'arrangement primitif et les caractères histologiques des parties de l'encéphale situées en arrière des hémisphères, comparés à ceux de la moelle épinière. A l'encéphale comme à la moelle épinière, la substance blanche se montre sous forme de calotte sur les parties ventrale et latérale bien avant de s'étendre sur la face dorsale. Dans la moelle allongée, la substance blanche ne s'étend jamais jusqu'à la voûte, par suite de la dégénérescence particulière dont cette partie est le siège.

Quant au cerveau antérieur, les premiers changements histologiques s'opèrent, excepté peut-être chez les Mammifères, d'après le même plan général que ceux des autres parties du système nerveux central (2) ; cependant, bien que ce plan soit le même, la première différence histologique entre le cerveau antérieur d'une part, le cerveau moyen et le cerveau postérieur de l'autre, est plus marquée qu'entre ces derniers et la moelle épinière.

Sur le plancher et les côtés du thalamencéphale, et manifes-

(1) Il n'entre pas dans le plan de cet ouvrage de faire un exposé de l'histogenèse de l'encéphale, et les détails donnés dans le texte concernent seulement quelques points d'une certaine importance morphologique.

(2) J'ai observé ces changements chez les Élasmobranches, les Amphibiens (Salamandres) et les Oiseaux.

tement sur l'ensemble des hémisphères dans les types inférieurs, se forme, un peu plus tard que sur le reste de l'encéphale, une couche très mince de substance blanche. La partie interne de la paroi, qui reste encore relativement mince, ne se divise pas tout d'abord d'une manière nette en deux couches, l'une épithéliale, l'autre nerveuse. Bientôt cependant cette distinction devient plus ou moins apparente, bien qu'elle ne soit pas ausssi accusée que dans les autres parties de l'encéphale, et il semble que dans la suite du développement la plus grande partie de la couche épithéliale primitive se transforme en tissu nerveux.

La différenciation paraît suivre la même marche chez les Mammifères, quoique le fait ne soit pas aussi évident que dans les types inférieurs. Les parois des hémisphères se divisent d'abord (Kölliker) en une couche superficielle plus mince d'éléments arrondis et une couche épithéliale plus profonde et plus épaisse, entre lesquelles s'interposent bientôt les fibres des pédoncules cérébraux. A une période un peu plus avancée, se développe une mince couche superficielle de substance blanche, homologue de celle du reste de l'encéphale.

La couche interne avec les fibres des pédoncules cérébraux donne naissance à la plus grande partie de la substance blanche des hémisphères et à l'épithélium qui tapisse les ventricules latéraux.

La couche externe de cellules arrondies se divise : 1° en une partie superficielle à cellules relativement en petit nombre, qui forme, conjointement avec son revêtement de substance blanche, la partie corticale de la substance grise ; 2° en une couche à cellules nombreuses, d'où provient la masse principale de la substance grise des hémisphères.

Décrivons actuellement le développement des diverses parties de l'encéphale.

Cerveau postérieur. — Au début, le cerveau postérieur consiste en un tube allongé disposé en entonnoir, dont les parois ont une épaisseur à peu près uniforme ; toutefois, la voûte et le plancher sont un peu plus minces que les côtés. Il est la continuation directe de la moelle épinière, à laquelle il passe sans ligne de démarcation nette. Le ventricule dont il est creusé porte le nom de quatrième ventricule.

Sur les côtés se développe, chez le Poulet, une série de constrictions transversales qui le divisent en lobes dont le nombre ne paraît pas constant. Le plus antérieur de ces lobes persiste, et sa voûte devient le cervelet. On ignore si d'autres étranglements ont une signification morphologique quelconque. Il s'en produit de plus ou moins semblables chez les Téléostéens. A une époque plus avancée, la moelle allongée présente à sa surface interne, chez les Elasmobranches, une série de lobes qui correspondent aux racines des nerfs vague et glosso-pharyngien, et il se peut que les étranglements plus précoces correspondent virtuellement à autant de racines nerveuses.

Un lobe antérieur se distingue de bonne heure sur le cerveau postérieur chez tous les Vertébrés, de sorte que le cerveau postérieur primitif se divise en deux régions, qu'il est commode de désigner sous les noms de cervelet (fig. 263 et 264, *ch*) et de moelle allongée. Le plancher de ces deux régions n'offre aucune solution de continuité, et il se prolonge sans interruption dans le plancher du cerveau moyen.

La partie postérieure du cerveau postérieur, qui forme la moelle allongée, subit des transformations assez compliquées. En premier lieu, son toit s'étend beaucoup en avant et devient très mince. Sur le raphé, où les deux moitiés latérales du cerveau s'unissaient primitivement, il se produit en quelque sorte une séparation ; les deux côtés du cerveau s'écartent l'un de l'autre et ne restent unis que par une mince couche de substance nerveuse composée d'une seule assise de

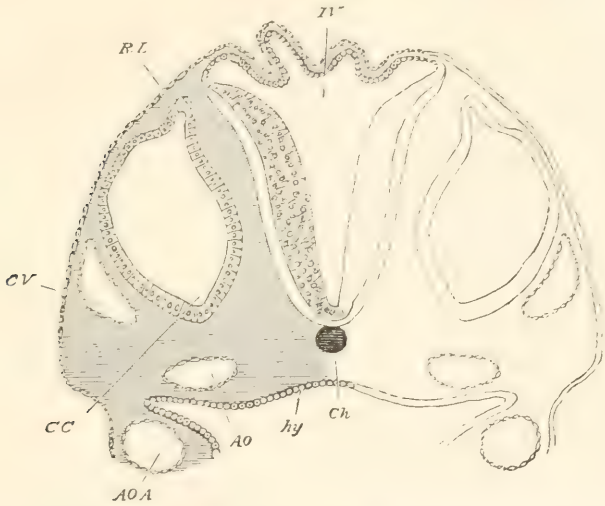


Fig. 265. — Coupe menée par le cerveau postérieur d'un embryon de Poule de la fin du troisième jour (*).

cellules aplaties (fig. 265). Il résulte de cette marche particulière du développement du cerveau que les racines nerveuses des deux côtés qui, originellement, se trouvaient en contact sur le raphé dorsal, s'éloignent de la ligne médiane et semblent naître sur les parties latérales du cerveau postérieur.

Le mince toit du quatrième ventricule est triangulaire ou, comme

(*) *IV*, quatrième ventricule ; la coupe montre la minceur du toit et l'épaisseur des parois latérales de ce ventricule. — *Ch*, notochorde. — *CV*, veine cardinale antérieure. — *CC*, vésicule auditive invaginée. — (*CC* indique le point qui va former le canal cochléaire.) — *RL*, récessus du labyrinthe (reste du passage qui faisait communiquer la vésicule avec l'extérieur). — *hy*, hypoblaste tapissant le canal digestif. — *AO*, *AOA*, aorte et arc aortique.

chez les Mammifères, à peu près rhomboïdal. Le sommet du triangle est tourné en arrière.

A une période plus avancée, les vaisseaux sanguins de la pie-mère forment un riche plexus sur la partie antérieure de la mince voûte de la moelle allongée, qui présente en même temps quelques plissements. Toute cette formation porte le nom de *tela vasculosa* ou *plexus choroïdeus* (plexus choroïdien) du quatrième ventricule (fig. 266, *chd* 4). Le plancher de tout le cerveau postérieur s'épaissit, et bientôt apparaît à sa surface externe une couche de fibres nerveuses dépourvues de myéline, semblables à celles qui se montrent d'abord dans la moelle épinière. Ces fibres sont en continuité avec une couche de fibres semblables situées sur le plancher du cerveau moyen, où elles forment les pédoncules cérébraux. Sur la paroi ventrale de la moelle allongée, on voit le sillon antérieur de la moelle épinière se continuer superficiellement.

Chez les Élasmobranches et beaucoup de Téléostéens, les corps restiformes sont bien développés et se continuent en avant dans le cervelet, dont ils constituent les pédoncules. Près de leur point de jonction avec le cervelet, ils forment deux corps saillants que Miklucho-Maclay regarde comme représentant le véritable cervelet des Élasmobranches.

Chez ces derniers, une paire de bourrelets dorsaux se projettent dans la cavité du quatrième ventricule et correspondent manifestement aux *fasciculi teretes* des Mammifères.

Postérieurement à l'apparition des fibres longitudinales dont il a été parlé, se développent, chez les Mammifères, d'abord les corps olivaires sur la face ventrale de la moelle allongée et, à une période encore plus avancée, les pyramides. Les *fasiculi teretes* se forment dans la cavité du quatrième ventricule un peu en avant des pyramides.

Après que le cerveau postérieur s'est divisé en deux régions, la voûte de la partie antérieure ne s'amincit pas comme celle de la postérieure; elle devient au contraire un peu plus épaisse et forme une sorte de collerette qui s'avance au-dessus de la partie antérieure du quatrième ventricule (fig. 263 et 269, *cb*).

C'est là le rudiment du cervelet, et chez tous les Crâniotes il offre d'abord cette conformation simple et des dimensions très restreintes. Cet état est permanent chez les Cyclostomes, les Amphibiens et beaucoup de Reptiles. Chez les Élasmobranches, d'un autre côté, le cervelet, dans le cours de son développement, fait une saillie de plus en plus considérable (fig. 264, *cb*) et finit par s'avancer à la fois au-dessus des lobes optiques en avant et de la moelle allongée en arrière. Dans les stades embryonnaires ultérieurs, il laisse voir, vu en surface, une apparence d'étranglement médian, et la portion du ventricule qu'il contient se prolonge en deux diverticules latéraux.

Miklucho-Marlay a été conduit, d'après ses observations sur les cerveaux d'Élasmobranches adultes, à regarder ce que nous appelons ici le cervelet comme identique avec le cerveau moyen, et le véritable cerveau moyen comme une partie du thalamencéphale. Cet auteur a été trompé sans doute par les grandes dimensions du cervelet ; mais, comme nous l'avons vu, cet organe ne commence à les acquérir qu'à une période avancée de la vie embryonnaire.

Le cerveau moyen et le thalamencéphale (entendus dans le sens ordinaire) offrent dans l'embryon des Élasmobranches exactement les mêmes rapports que dans ceux des autres Vertébrés. Le témoignage de l'embryologie me paraît donc décisif contre les vues de Miklucho-Marlay.

Le cervelet acquiert chez les Oiseaux un développement très considérable (fig. 266, *cbl*) et se compose d'un lobe central plissé avec un

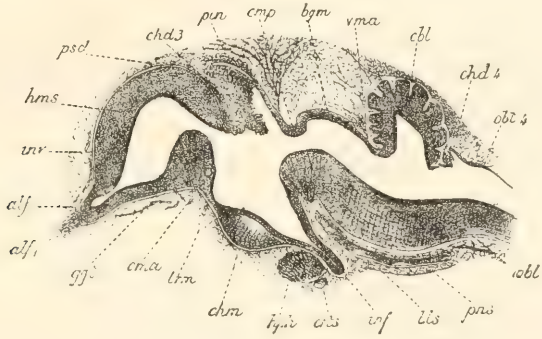


Fig. 266. — Coupe longitudinale de l'encéphale d'un Poulet de dix jours (d'après Mihalkovics) (*).

arbor vitæ (arbre de vie), dans lequel se prolonge le quatrième ventricule. Il existe deux petits lobes latéraux qui correspondent évidemment aux *flocculi*. En avant, le cervelet se relie à la voûte du cerveau moyen par une membrane délicate, le *velum medullæ anterius* ou valvule de Vieussens (fig. 266, *vma*). Le pont de Varole des Mammifères est représenté par un petit nombre de fibres transversales sur le plancher du cerveau postérieur, immédiatement au-dessous du cervelet.

L'accroissement du cervelet est plus considérable encore chez les Mammifères. Le lobe médian ou vermis se constitue d'abord. Chez les Mammifères supérieurs, les parties latérales, qui forment les hémisphères du cervelet, apparaissent sur les côtés comme des renflements

(*) *hms*, hémisphères cérébraux. — *alf*, lobe olfactif. — *alf1*, nerf olfactif. — *ggt*, corps strié. — *oma*, commissure antérieure. — *chd3*, plexus choroïdien du troisième ventricule. — *pin*, glande pinéale. — *cmp*, commissure postérieure. — *trm*, *lamina terminalis*. — *chm*, chiasma des nerfs optiques. — *inf*, infundibulum. — *hph*, corps pituitaire. — *bgm*, commissure de Sylvius (voûte de l'aqueduc de Sylvius). — *vma*, valvule de Vieussens. — *cbl*, cervelet. — *chd4*, plexus choroïdien du quatrième ventricule. — *obt4*, voûte du quatrième ventricule. — *obl*, moelle allongée. — *pns*, partie commissurale de la moelle allongée. — *inv*, enveloppe du cerveau. — *bls*, artère basilaire. — *crts*, artère carotide interne.

à une période beaucoup plus tardive, et sont extrêmement réduits chez les Monotrèmes et les Marsupiaux.

Le cervelet est rattaché à la voûte du cerveau moyen en avant, au plexus choroïdien du quatrième ventricule en arrière, par des formations membraneuses délicates désignées sous les noms de *velum medullæ anterius* (valvule de Vieussens) et de *velum medullæ posterius*.

Le pont de Varole se forme sur la face ventrale du plancher de la région cérébelleuse comme un faisceau de fibres transversales, à peu près en même temps que les olives.

Cerveau moyen. — Les transformations que subit le cerveau moyen sont plus simples que celles de toute autre partie de l'encéphale. Nous avons déjà vu qu'après l'apparition de la flexion crânienne, le cerveau moyen forme, à l'extrémité antérieure du grand axe du corps, une *vésicule impaire* dont le toit est bombé et le plancher incurvé (fig. 126, MB). Chez la plupart des Vertébrés, il est relativement beaucoup plus développé à cette période qu'à l'âge adulte, et ce n'est que chez les Téléostéens qu'il conserve plus ou moins à cet âge ses proportions embryonnaires.

La cavité du cerveau moyen se réduit considérablement dans les types élevés et forme l'*iter a tertio ad quartum ventriculum* ou *aquæductus Sylvii* (aqueduc de Sylvius).

Le toit du cerveau moyen est séparé des parties de l'encéphale situées en avant et en arrière par des étranglements très accusés, qui cependant ne s'étendent pas jusqu'au plancher.

La région du cerveau moyen est décrite, chez quelques Vertébrés, comme n'étant le siège de presque aucune modification ultérieure. Il conserve chez l'Axolotl, d'après Stieda (1), la forme d'un simple tube dont les parois ont une épaisseur à peu près uniforme. Toutefois, son développement est plus compliqué dans la majorité des types.

Chez les Élasmobranches, les parois latérales s'épaississent pour former les lobes optiques, que sépare bientôt un sillon médian longitudinal. Un épaississement du plancher constitue les pédoncules cérébraux, tandis que la cavité médiane primitivement simple se divise imparfaitement en une partie moyenne en dessous, et deux diverticules latéraux dans les lobes optiques.

Les modifications sont plus compliquées chez les Téléostéens; mais elles n'ont pas encore été suivies d'une manière satisfaisante. Elles consistent dans la formation : 1° d'une paire de bourrelets longitudinaux qui, de la voûte, se projettent dans la cavité de l'aqueduc et constituent le *fornix* de Gottsche ; 2° de deux renflements du plancher, qui deviennent les *tori semicirculares*. Chez le *Bombinator* et les Anoures, les changements sont en général les mêmes que chez les Élasmobranches, avec cette restriction que les prolonge-

(1) Stieda. *Ueber d. Bau d. centralen Nervensystem d. Axolotl* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, vol. XXV 1875).

ments du ventricule dans les lobes optiques se séparent encore plus étroitement de la partie médiane, qui forme l'aqueduc proprement dit.

Chez les Reptiles et les Oiseaux, le type du développement du cerveau moyen est le même que chez les Élasmobranches et les Anoures. Chez les Oiseaux, les lobes optiques sont fortement rejetés sur les côtés, et la voûte de l'aqueduc s'amincit considérablement. Des parties latérales du cerveau moyen naissent, chez les Mammifères, deux paires de proéminences, les *corpora quadrigemina* (tubercules quadrijumeaux), au lieu des deux lobes optiques comme chez les autres Vertébrés. Ces saillies ne contiennent aucun prolongement de l'aqueduc et deviennent visibles aussitôt après l'apparition d'un sillon transversal oblique; mais celles de la paire antérieure sont seules séparées par un sillon longitudinal. Dans la suite du développement, ce dernier sillon se prolonge en arrière entre les deux saillies postérieures.

Le plancher du cerveau moyen, que limite en arrière le pont de Varole, devient les pédoncules cérébraux. C'est également à cette partie de l'encéphale que se rattachent les *corpora geniculata interna* (corps géniculés internes).

Cerveau antérieur. — Au début, le cerveau antérieur est une simple vésicule sans trace de divisions distinctes ; mais de très bonne heure il émet, comme des bourgeons, les vésicules optiques, qui seront décrites en même temps que l'œil.

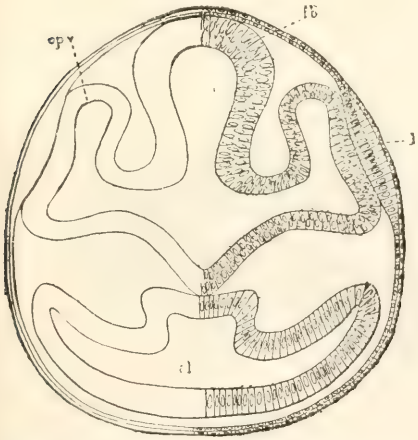


Fig. 267. — Coupe de la partie antérieure de la tête d'un embryon de Lépidostée au septième jour après la fécondation (*)

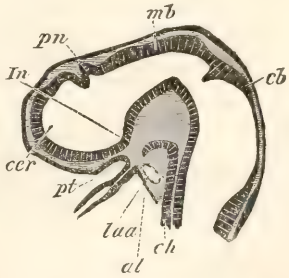


Fig. 268. — Coupe longitudinale de l'encéphale d'un jeune embryon de *Pristiurus* (**).

Les vésicules optiques s'étranglent peu à peu sur le cerveau antérieur, dans une direction oblique en arrière et en bas, tout en restant

(*) *al*, cavité digestive. — *b*, thalamencéphale. — *op.v*, vésicule optique. — *l*, cristallin.
Le mésoblaste n'est pas représenté.
(**) *cer*, rudiment de l'hémisphère cérébral. — *pn*, glande pinéale. — *In*, infundibulum. — *pt*, involution orale destinée à former le corps pituitaire. — *mb*, cerveau moyen. — *cb*, cervelet. — *ch*, notochorde. — *al*, tube digestif. — *Iaa*, artere de l'arc mandibulaire.

cependant fixées à l'extrémité antérieure de sa base (fig. 267, *op. v*). Pendant que les vésicules optiques éprouvent ces modifications, la partie antérieure du cerveau antérieur se prolonge et en même temps s'élargit un peu. Ce prolongement n'est d'abord séparé du cerveau antérieur primitif par aucune limite nette ; mais bientôt apparaît un étranglement qui, d'en haut, se dirige obliquement en avant et en bas. Superficiel au début, cet étranglement devient rapidement beaucoup plus profond, tout en laissant cependant les cavités de ces deux parties du cerveau antérieur communiquer entre elles du côté ventral par un canal assez large (fig. 268).

De ces deux parties, la postérieure devient le thalamencéphale, tandis que l'antérieure, plus considérable (*cer*), forme le rudiment des hémisphères cérébraux et des lobes olfactifs. Pendant longtemps ce rudiment reste absolument simple et n'offre aucun indice externe ou interne d'une division en deux lobes par un étranglement longitudinal.

On peut conclure de cette description que le rudiment des hémisphères cérébraux est contenu dans le cerveau antérieur primitif. Il est probable cependant que ces hémisphères, malgré la grande importance qu'ils ont chez tous les Crâniotes, n'existaient pas comme organes spéciaux dans la souche primitive des Vertébrés ou qu'ils n'étaient séparés que d'une manière incomplète du thalamencéphale.

Thalamencéphale. — Les variations de structure qu'offre le thala-

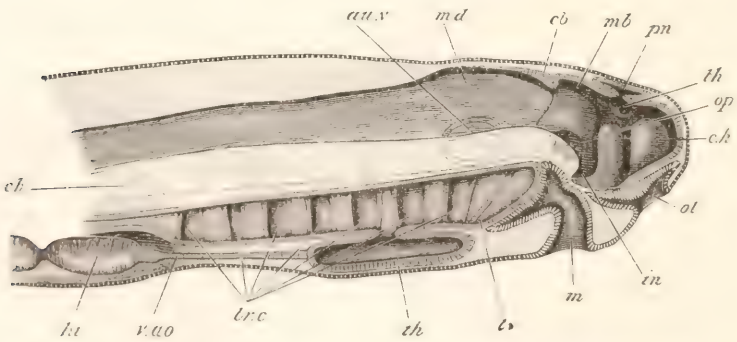


FIG. 267. — Coupe verticale diagrammatique de la tête d'une larve de *Petromyzon*, longue de 4mm.8 trois jours après l'éclosion.

Les vésicules optique et auditive sont supposées vues au travers des tissus. Les lettres *tv* indiquent la base du voile, point où, d'après Scott, serait située la fente hyo-mandibulaire (*).

mencéphale dans toute la série des Vertébrés sont si légères qu'une description générale suffira pour tous les types.

(*) *c.h*, hémisphère cérébral. — *th*, couche optique. — *in*, infundibulum. — *pn*, glande pinéale. [illegible] moyen. — *ch*, cervelet. — *md*, moelle allongée. — *aux.v*, vésicule auditive. — *op*, vésicule optique. — *ol*, bosse olfactive. — *m*, bouche. — *br.c*, poches branchiales. — *th*, involution thyroïde. — *ha*, cœur. — *v.ao*, aorte ventrale. — *ch*, notochorde.

Il consiste d'abord en une simple vésicule, dont les parois ont presque partout la même épaisseur et sont composées de cellules fusiformes ordinaires.

La cavité dont il est creusé est le troisième ventricule, qui s'ouvre largement en avant dans le rudiment cérébral, et en arrière dans le ventricule du cerveau moyen. L'orifice antérieur devient le *foramen Monroi* (trou de Monro).

Pour en faciliter la description je le diviserai en trois régions, le plancher, les parois latérales et la voûte.

Le plancher se divise en deux parties, une antérieure, qui donne naissance aux nerfs optiques et dans laquelle se forme le chiasma de ces nerfs; une postérieure, qui se prolonge en une saillie d'abord peu marquée, le rudiment de l'*infundibulum* (fig. 268, *In*). Ce rudiment vient rencontrer une invagination de la cavité buccale, d'où naîtra le corps pituitaire (ou hypophyse) (fig. 268, *pt*), dont le développement sera décrit en particulier.

Dans les stades ultérieurs du développement, l'infundibulum s'étend peu à peu et forme un diverticule allongé du troisième ventricule, dont le sommet vient en contact avec le corps pituitaire (fig. 268, 270, *in* et fig. 266 et 271, *inf*).

Sur les côtés de l'infundibulum s'étendent les fibres commissurales qui unissent le plancher du cerveau moyen au cerveau proprement dit.

La région de l'infundibulum offre, dans la suite du développement, des variations considérables chez les divers types de Vertébrés. Elle reste en général très développée chez les Poissons et forme un diverticule marqué et permanent du thalamencéphale. Chez les Élasmobranches, l'extrémité distale se divise en trois lobes, un médian et deux latéraux, dont les derniers semblent devenir les *sacci vasculosi* de l'adulte.

Sur les côtés de l'infundibulum apparaissent, chez les Téléostéens, des corps particuliers appelés *lobi inferiores* (*hypoaria*), qui semblent correspondre par leur situation au tuber cinereum des Mammifères (1). Chez les Oiseaux, les Reptiles et les Amphibiens, la partie inférieure de l'infundibulum embryonnaire s'atrophie et se réduit à un simple prolongement digitiforme, le *processus infundibuli*.

Chez les Mammifères, la partie postérieure de l'infundibulum primitif devient le *corpus albicans* (*corpora mamillaria*, tubercules mamillaires), qui est double chez l'homme et les Singes supérieurs, et la partie ventrale de la paroi postérieure forme le *tuber cinereum*. Latéralement, au point où se rencontrent les couches optiques et l'infundibulum, se trouvent les fibres des pédoncules cérébraux, qui dérivent probablement des parois de l'infundibulum. De la base de ce dernier s'élève un prolongement spécial qui éprouve des modifications particulières et s'unit étroitement au corps pituitaire. Nous reviendrons avec plus de détails sur cette connexion.

(1) Pour les rapports de ces corps, voyez L. Stieda : *Stud. üb. d. centrale Nervensystem d. Knochenfische* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, vol. XVIII. 1868).

Les parois latérales du thalamencéphale s'épaississent de très bonne heure pour former les couches optiques, qui en constituent la partie la plus importante. Chez les Mammifères tout au moins, ces couches sont séparées, sur leur face interne, de la région de l'infundibulum par un sillon à peu près en forme d'S, le *sulcus Monroi* (sillon de Monro), qui se termine au trou de Monro. Secondairement, elles se relient entre elles chez les Mammifères par une commissure transversale, la commissure grise ou moyenne, qui traverse la cavité du troisième ventricule. Il est probable que cette commissure est l'homologue et dérive d'une bande commissurale située sur la voûte du thalamencéphale immédiatement en avant de la glande pinéale, et qui est bien développée chez les Elasmobranches (fig. 270).

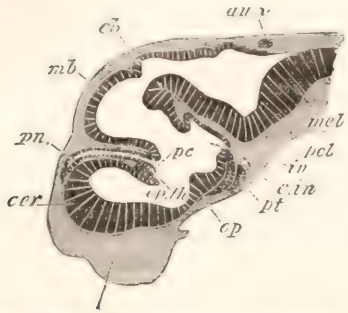


Fig. 270. — Coupe longitudinale de l'encéphale de *Scyllium canicula* à une période avancée du développement (*).

La voûte subit des transformations plus compliquées. Au moment de l'apparition de la glande pinéale comme une petite excroissance papilliforme (dont le développement est décrit à part), elle se divise en deux régions, une antérieure plus longue, située en avant de la glande pinéale, et une postérieure plus courte. De bonne heure, la première devient excessivement mince, et à une période ultérieure, lorsque la voûte du thalamencéphale se raccourcit par le fait que les hémisphères cérébraux se rapprochent du cerveau moyen, elle éprouve (voyez fig. 266, 271 chd_3 et 270) de nombreux plissements, en même temps qu'un plexus vasculaire se développe au-dessus dans la pie-mère. Lorsque ces transformations se sont opérées, on la désigne sous le nom de *tela choroidea* (toile choroïdienne) du troisième ventricule.

Sur la voûte de ce ventricule, en arrière de la glande pinéale, apparaissent chez les Elasmobranches, les Sauropsidiens et les Mammifères, des fibres commissurales transverses constituant une formation appelée commissure postérieure, qui réunit l'une à l'autre les deux couches optique.

L'organe le plus remarquable de la voûte du thalamencéphale est la glande pinéale, qui se développe chez la plupart des Vertébrés comme une simple excroissance papilliforme de la voûte et qui est formée tout d'abord de cellules semblables à celles des autres parties du système

(*) *cer*, hémisphère cérébral. — *pn*, glande pinéale. — *op.th*, couche optique unie à sa congénère par une commissure (commissure moyenne). On voit en avant un repli de la voûte du cerveau antérieur qui s'unit avec le plexus choroïdien du troisième ventricule. — *op*, chiasma des nerfs optiques. — *pt*, corps pituitaire. — *in*, infundibulum. — *cb*, cervelet. — *au.v*, passage par lequel la vésicule auditive communique avec l'extérieur. — *mel*, moelle allongée. — *C.in*, carotide interne.

nerveux central (fig. 266, 268, 270 et 271, *pn* ou *pin*). Elle se dirige en avant chez les Vertébrés inférieurs, mais en arrière chez les Mammifères et à un certain point, chez les oiseaux.

Götte (n° 296) la décrit, chez les Amphibiens, comme une production du point de la voûte de l'encéphale qui reste le dernier attaché au tégument externe.

La figure donnée par Götte comme preuve de ce fait ne me paraît pas justifier complètement ses conclusions qui, si elles étaient justes, seraient d'une grande importance. Bien que j'aie particulièrement dirigé mon attention sur ce point, je n'ai pu trouver, chez les Élasmobranches, aucun indice d'un processus semblable à celui que Götte a décrit, et jusqu'ici ses observations n'ont pas été confirmées chez d'autres Vertébrés. Götte compare la glande pinéale au pore longtemps persistant qui, chez l'embryon d'*Amphioxus* et, pourrions-nous ajouter, chez les Ascidiens, conduit dans la cavité encéphalique. Si ces données venaient à être confirmées, la conclusion qu'il en tire semblerait alors parfaitement fondée.

Les stades ultérieurs du développement de la glande pinéale chez les divers groupes de Vertébrés n'ont pas été complètement observés dans tous les cas (1).

Chez les Elasmobranches, cette glande devient très longue avec le temps et s'avance beaucoup en avant sur la voûte des hémisphères cérébraux (fig. 270, *pn*). Son extrémité distale se dilate un peu, et l'ensemble de l'organe consiste chez l'adulte (Ehlers, n° 337) en un tube allongé, élargi à son extrémité libre et ouvert à sa base dans le cerveau. L'extrémité élargie peut se loger dans une cavité du crâne cartilagineux (*Acanthias*) ou être situé en dehors de cet organe (*Raja*).

La glande pinéale présente un aspect très différent chez le *Petromyzon*. Elle apparaît (fig. 269, *pn*) comme un diverticulum en forme de sac du thalamencéphale, qui s'étend d'abord à la fois en arrière et en avant. Chez l'Ammocète, les parois du sac sont profondément plissées.

La glande pinéale a, chez les Amphibiens, une forme embryonnaire très semblable à celle qui demeure permanente chez les Elasmobranches; cependant, le pédoncule qui en réunit au cerveau la partie terminale dilatée devient bientôt plein et très grêle, excepté à son extrémité proximale. La partie dilatée devient pleine également et se place chez l'adulte en dehors du crâne, où elle forme une masse primitivement décrite par Stieda sous le nom de glande cérébrale.

Chez les Oiseaux, l'excroissance primitive qui doit former la glande pinéale se couvre, d'après Mihalkovics, de profondes dentelures par suite d'un bourgeonnement centripète du tissu conjonctif vasculaire, de sorte que sa structure devient dendritique (fig. 266, *pin*).

L'extrémité proximale fixée à la voûte du thalamencéphale consti-

(1) Voyez dans Ehlers (n° 337) un exposé complet de ce sujet.

tue une partie spéciale de la glande connue sous le nom de prolongement infrapinéal (*recessus infrapinealis*). La cavité centrale de la partie libre de la glande finit par s'atrophier, mais les ramifications restent encore creuses. Le prolongement infrapinéal se réduit à un pédoncule grêle qui relie au cerveau la portion ramifiée de l'organe. La portion terminale ramifiée et le pédoncule correspondent manifestement à la vésicule et à la partie distale du pédoncule des types déjà décrits. D'après Mihalkovics, le développement de la glande pinéale chez les Mammifères a lieu en général comme chez les Oiseaux. L'excroissance primitive se ramifie ; mais les follicules ou lobes qui en résultent finissent

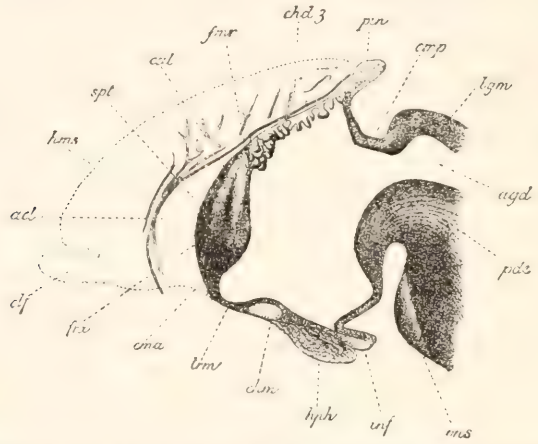


Fig. 271. — Coupe verticale longitudinale passant par la partie antérieure de l'encéphale d'un embryon de Lapin de 4 centimètres de longueur (d'après Mihalkovics) (*).

par devenir pleins (fig. 271, *pin*). Un prolongement infrapinéal se développe relativement tard et ne se sépare pas nettement de la voûte du cerveau.

Relativement à la signification de la glande pinéale, aucune hypothèse satisfaisante n'a encore été émise, à moins qu'on ne regarde comme telle celle de Götte. Chez toutes les formes de Vertébrés, la structure de cette glande semble être épithéliale ; mais excepté à la base du pédoncule (prolongement infrapinéal), dans les parois duquel se trouvent, chez les Mammifères, des fibres nerveuses, elle ne présente aucun élément nerveux à l'état adulte.

(*) La coupe passe par la ligne médiane, de manière que les hémisphères cérébraux ne sont pas sectionnés ; mais les contours du dessin en indiquent la position.

spt, *septum lucidum* formé par la soudure des parois internes d'une partie des hémisphères cérébraux. — *cna*, commissure antérieure. — *frx*, piliers verticaux du fornix. — *cal*, genou du corps calleux. — *trm*, *lamina terminalis*. — *hms*, hémisphères cérébraux. — *olf*, lobes olfactifs. — *acl*, artère du corps calleux. — *pnr*, point correspondant au trou de Monro. — *chd*$_3$, plexus choroïdien du troisième ventricule. — *pin*, glande pinéale. — *cmp*, commissure postérieure. — *bqm*, lame unissant les lobes du cerveau moyen. — *chm*, chiasma des nerfs optiques. — *hph*, corps pituitaire. — *inf*, infundibulum. — *pns*, pont de Varole. — *pdc*, pédoncules cérébraux. — *agd*, aqueduc.

Corps pituitaire. — Bien que le corps pituitaire ne soit pas à proprement parler une formation nerveuse, cependant, à raison de son étroite connexion avec le cerveau, il convient d'en donner ici le développement. En réalité, le corps pituitaire est un organe dérivé de l'épiblaste du stomodæum. Ce fait a été démontré pour les Mammifères, les Oiseaux, les Amphibiens et les Elasmobranches, et peut être considéré comme vrai pour tous les Crâniotes (1). Dans l'angle déterminé par la flexion crânienne, l'épiblaste s'invagine pour former la cavité buccale. Celle-ci est contiguë en arrière à la paroi antérieure du tube digestif, et en avant, à la base du cerveau antérieur. Son extrémité supérieure ne se sépare pas tout d'abord nettement du reste de l'organe par un étranglement ; néanmoins elle est le rudiment du corps pituitaire.

La figure 272 représente une coupe transversale de la tête d'un embryon d'Elasmobranche. Par suite de la flexion crânienne, la partie antérieure de la tête s'y trouve sectionnée dans le sens longitudinal et horizontal, et la coupe passe à la fois par le cerveau antérieur (*fb*) et le cerveau postérieur. Tout près de la base du cerveau antérieur, on voit la bouche (*m*) et l'involution pituitaire qui en dérive (*pt*), Celle-ci est en contact avec la terminaison antérieure aveugle du pharynx (*al*) qui, un peu en arrière, s'ouvre à l'extérieur par la première fente viscérale (1 *v.c*). L'exactitude de la description précédente du corps pituitaire est suffisamment démontrée par cette figure seule ; mais elle se trouve encore mieux confirmée par la figure 268, dans laquelle l'involution buccale (*pt*) et l'extrémité antérieure du tube digestif sont en contact, sans cependant communiquer ensemble. Presque immédiatement après, la cloison qui les sépare se perfore et la communication s'établit ; un étranglement très

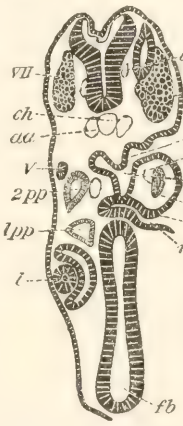


Fig. 272. — Coupe transversale de la partie antérieure de la tête d'un jeune embryon de *Pristiurus* (*).

(1) D'après Scott, le corps pituitaire dérive, dans la larve de Petromyzon, des parois de la fossette nasale (*Quart. J. of Microsc. Science*, vol. XXI, p. 750). Je n'en ai pas suivi complètement le développement chez le *Petromyzon* ; mais j'ai observé un léger diverticule du stomodæum auquel, je crois, il doit son origine. En tout cas, des détails plus complets sont nécessaires avant que nous puissions admettre, ainsi qu'il résulterait de la description de Scott, une divergence aussi grande du développement normal.

(*) Par suite de la flexion crânienne, la coupe passe par le cerveau antérieur et le postérieur. Elle montre les cavités céphaliques prémandibulaire et mandibulaire 1*pp* et 2*pp*, etc. Elle est en outre un peu oblique d'un côté à l'autre.

fb, cerveau antérieur. — *l*, cristallin. — *m*, bouche. — *pt*, paroi supérieure de la bouche formant l'involution pituitaire. — 1*ao*, arc aortique mandibulaire. — 1*pp* et 2*pp*, première et seconde cavités céphaliques. — 1*vc*, première fente viscérale. — *V*, nerf de la cinquième paire. — *aun*, ganglion du nerf auditif. — *VII*, nerf de la septième paire. — *aa*, racines de l'aorte dorsale. — *acv*, veine cardinale antérieure. — *ch*, notochorde.

incomplet apparaît entre l'involution pituaire et l'involution buccale qui, toutefois, restent encore en communication directe. Dans les stades ultérieurs, l'involution pituitaire s'allonge et se dilate à son extrémité, tandis que le passage par lequel elle communique avec la cavité orale devient de plus en plus étroit et finit par se réduire à un cordon plein, qui à son tour disparaît.

Avant que la communication entre la vésicule pituitaire et la cavité buccale se soit oblitérée, le cartilage crânien s'est développé, et on peut voir alors que l'infundibulum s'avance dans l'espace pituitaire pour venir en contact immédiat avec le corps pituitaire.

Après avoir perdu ses connexions avec la cavité buccale, la vésicule pituitaire se trouve située immédiatement en avant de l'infundibulum (fig. 266 et 271 *hph*, et fig. 270 *pt*); elle est bientôt enveloppée par du mésoblaste vasculaire qui s'y enfonce et la divise en un grand nombre de tubes ramifiés. Chez beaucoup de formes, la cavité de la vésicule disparaît complètement et les ramifications deviennent pour la plupart pleines [Cyclostomes et quelques Mammifères (le Lapin), Élasmobranches, Téléostéens et Amphibiens]. Chez les Reptiles, les Oiseaux et le plus grand nombre des Mammifères, la lumière de l'organe persiste plus ou moins (W. Müller, n° 344).

Bien que chez la plupart des Vertébrés il y ait une connexion étroite entre le corps pituitaire et l'infundibulum, cependant ces organes ne se fusionnent pas en réalité; mais il en est autrement chez les Mammifères. La partie de l'infundibulum qui touche à l'extrémité postérieure du corps pituitaire est tout d'abord un simple prolongement digitiforme du cerveau (fig. 271, *inf*); mais elle se renfle à son extrémité et sa cavité s'y oblitère. Les cellules dont elle est formée, semblables à l'origine à celles des autres parties du système nerveux et contenant même (Kölliker) des fibres nerveuses différenciées, s'atrophient en partie ou prennent une forme indifférente, tandis qu'en même temps se développent au milieu d'elles de nombreux éléments de tissu vasculaire et conjonctif. Ainsi transformé, le prolongement de l'infundibulum s'unit d'une manière inséparable au véritable corps pituitaire, dont il est ordinairement considéré comme le lobe postérieur. La partie de l'infundibulum qui éprouve ces modifications est très probablement l'homologue du *saccus vasculosus* des Poissons.

La véritable nature du corps pituitaire est encore inconnue. Il constitue évidemment, chez les Crâniotes actuels, un organe rudimentaire, et son développement indique qu'à l'état fonctionnel c'était probablement un organe sensoriel s'ouvrant dans la cavité buccale, et dont l'extrémité aveugle atteignait la base de l'encéphale. Jusqu'ici aucun organe de ce genre n'a été rencontré chez l'*Amphioxus*; mais il est peut-être possible de l'identifier avec le sac cilié particulier situé à l'orifice du pharynx chez les Tuniciers, et dont le développement a été décrit p. 16. Si cette manière de voir est exacte, la division de

l'organe en lobes chez les Vertébrés actuels doit être considérée comme un acheminement à une métamorphose régressive.

Une autre hypothèse possible consiste à regarder le corps pituitaire comme un organe glandulaire qui s'ouvrait originellement dans la cavité buccale chez les Chordata inférieurs, mais qui a perdu son rôle fonctionnel dans toutes les formes vivantes. Les connexions étroites de cet organe avec l'encéphale me paraissent s'opposer à cette hypothèse sur sa nature; tandis que, d'un autre côté, sa structure définitive s'explique plus aisément par cette hypothèse que par la précédente. M. Lacaze-Duthiers (1) a décrit chez les Ascidiens un organe glandulaire juxtaposé au sac cilié, et il est possible que cet organe, de même que le sac cilié, puisse être rapporté au corps pituitaire. En vue de cette possibilité, on devrait exécuter de nouvelles recherches, afin de s'assurer si le corps pituitaire tout entier dérive de l'involution orale, ou si cet organe ne se compose pas de deux parties, l'une nerveuse, l'autre glandulaire.

Hémisphères cérébraux. — Pour plus de commodité, le développement des hémisphères cérébraux proprement dits et celui des lobes olfactifs seront traités séparément.

Bien que les hémisphères cérébraux offrent plus de variations que toute autre partie de l'encéphale, néanmoins ils naissent, suivant un mode presque semblable dans toute la série des Vertébrés, d'un rudiment cérébral impair.

On peut distinguer dans ce rudiment deux parties, le plancher et la voûte. De la première naissent les ganglions situés à la base des hémisphères — les corps striés, etc.; — de la seconde, les hémisphères proprement dits.

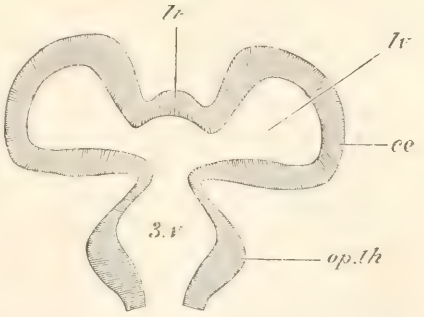


Fig. 273. — Diagramme d'une coupe longitudinale et horizontale du cerveau antérieur (*).

Le premier changement qui se manifeste consiste en ce que la voûte se développe en deux lobes, entre lesquels apparaît une constriction médiane peu profonde (fig. 273). Ces lobes sont les rudiments des deux hémisphères. La cavité dont chacun d'eux est creusé s'ouvre par un orifice assez large à la base du rudiment cérébral dans le vestibule qui, à son tour, s'ouvre directement dans la cavité du troisième ventricule (3 *v*). Ce passage en forme d'Y qui conduit des hémi-

(1) Lacaze-Duthiers, *les Ascidies simples des côtes de France* (*Archives de Zoologie expér. et générale*, vol. III, 1874, p. 329).

(*) 3.*v*, troisième ventricule. — *lv*, ventricule latéral. — *lt*, *lamina terminalis*. — *ce* hémisphère cérébral. — *op.th*, couche optique.

sphères dans le troisième ventricule est le trou de Monro, et la cavité (*lv*) dont est creusé chacun des hémisphères rudimentaires est un ventricule latéral. La partie du cerveau située entre les deux hémisphères et qui, de la voûte du troisième ventricule, s'étend en avant en contournant l'extrémité antérieure du cerveau jusqu'au chiasma des nerfs optiques, est le rudiment de la *lamina terminalis* (fig. 273, *lt* et 271, *trm*). Jusque-là, le développement du cerveau est semblable chez tous les Vertébrés; mais chez quelques formes il ne s'avance pas en réalité beaucoup plus loin.

Bien que le cerveau atteigne chez les Élasmobranches un volume considérable (fig. 270, *cer*) et qu'en arrière il s'avance un peu au-dessus du thalamencéphale, cependant, chez beaucoup de formes il ne se divise pas en deux lobes distincts et sa nature paire n'est indiquée que par un sillon peu profond à sa surface. Dans les stades ultérieurs du développement, la *lamina terminalis* se développe en arrière en une épaisse cloison médiane qui sépare complètement les deux ventricules latéraux (1) (fig. 279).

On peut mentionner des modifications considérables de structure dans le cerveau des Élasmobranches; mais il n'entre pas dans le plan de cet ouvrage de nous y arrêter.

Les vésicules des hémisphères cérébraux se montrent d'abord, chez les Téléostéens, avec une large cavité; mais dans la suite celle-ci s'oblitère tout à fait ou presque complètement, et le rudiment cérébral forme un petit corps bilobé presque plein. Chez le *Petromyzon* (fig. 269, *ch*), le rudiment cérébral consiste au début en une vésicule antérieure impaire qui plus tard devient bilobée à la manière ordinaire. Les parois des hémisphères deviennent très épaisses, mais les ventricules latéraux persistent.

Chez tous les Vertébrés supérieurs, la division du rudiment cérébral en deux hémisphères distincts est complète, et le sillon qui sépare les deux hémisphères devenant plus profond, la *lamina terminalis* se porte en arrière jusqu'à ce qu'elle forme une mince couche limitant en avant le troisième ventricule, tandis que dans celui-ci s'ouvrent directement les ventricules latéraux.

Chez les Amphibiens, les deux hémisphères s'unissent l'un à l'autre immédiatement en avant de la *lamina terminalis* par des fibres commissurales qui constituent la commissure antérieure. Ils envoient aussi du avant deux prolongements pleins appelés ordinairement lobes dilactifs et qui se fusionnent plus tard.

Chez tous les Reptiles et tous les Oiseaux, il se forme une commis-

(1) La comparaison du mode de développement de cette cloison avec celui du *septum lucidum* et des commissures qui s'y trouvent comprises chez les Mammifères, montre clairement que ces deux formations ne sont pas homologues et que Miklucho-Maclay est tombé dans l'erreur en les considérant comme telles.

sure antérieure, et dans les membres les plus élevés de ces groupes, particulièrement des Oiseaux (fig. 266), les hémisphères peuvent acquérir un développement considérable. Leur paroi externe est très épaisse, l'interne, au contraire, devient très mince ; à leur base se forme une masse ganglionnaire bien développée équivalente au corps strié.

C'est chez les Mammifères que le développement des hémisphères cérébraux est le plus compliqué. De même que chez les Vertébrés inférieurs, le rudiment cérébral impair primitif devient bilobé et se divise en même temps par l'accroissement centripète d'une cloison de tissu conjonctif en deux hémisphères distincts (fig. 276 et 277 *f* et 274 1). La faux du cerveau, ainsi que d'autres parties, provient de cette cloison.

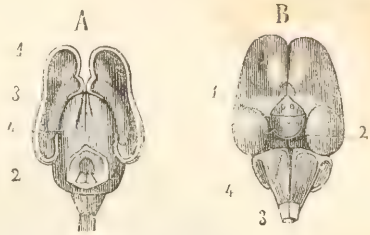


Fig. 274. — Cerveau d'un embryon humain de trois mois en grandeur naturelle (*).

Au début, les hémisphères sont creusés de cavités très spacieuses qui communiquent avec le troisième ventricule par un large trou de Monro (fig. 276). Ils croissent rapidement en dimensions et s'étendent *surtout en arrière* de manière à recouvrir peu à peu le thalamencéphale et le cerveau moyen (fig. 274, 1, *f*). Le trou de Monro devient très étroit et se réduit à une simple fente.

Leurs parois sont presque uniformément épaisses à l'origine ; mais le plancher s'épaissit sur les côtés et donne naissance au corps strié (fig. 276 et 277 *st*). Celui-ci se projette en haut dans chacun des ventricules latéraux, qui prennent à peu près la forme d'un croissant dont les deux cornes constituent les cornes définitives antérieures et descendantes des ventricules latéraux (fig. 278, *st*).

Par suite du développement ultérieur des hémisphères, le corps strié perd ses rapports primitifs avec la corne descendante. Le rétrécissement du trou de Monro mentionné ci-dessus est dû surtout à l'accroissement des corps striés.

Ces derniers s'unissent par leur bord postérieur avec les couches optiques. Dans les stades ultérieurs du développement, la surface de contact entre ces deux paires de ganglions acquiert une étendue considérable (fig. 277) et la limite qui les sépare s'efface en partie. Ainsi disparaît la netteté de la séparation que l'on observe chez l'embryon entre le thalamencéphale et les hémisphères cérébraux. Cette modification est

(*) A. *Vu d'en haut après l'ablation des hémisphères et l'ouverture du cerveau moyen.* — 1, partie antérieure coupée de la circonvolution aquée. — 2, sa partie postérieure. — 3, corps strié. — 4, couche optique.

B. Vu d'en bas. — 1, masse des corps mamillaires et du *tuber cinereum*. — 2, pédoncules cérébraux. 3, pont de Varole. — 4, restes de la membrane obturatrice du quatrième ventricule (grandeur naturelle, d'après Kölliker).

d'ordinaire (Mihalkovics, Kölliker) attribuée à une fusion entre les corps striés et les couches optiques ; mais Schwalbe (n° 349) l'a récemment rapportée avec plus de probabilité à un accroissement de la surface primitive de contact et à un changement concomitant dans les rapports de ces parties.

La paroi externe des hémisphères s'épaissit graduellement, tandis que l'interne devient plus mince. Deux replis recourbés, saillants dans l'intérieur du ventricule latéral, se forment sur cette dernière paroi et s'étendent depuis le trou de Monro sur presque toute la longueur de la partie qui devient dans la suite la corne descendante du ventricule latéral.

Le repli supérieur devient le grand pied d'hippocampe (corne

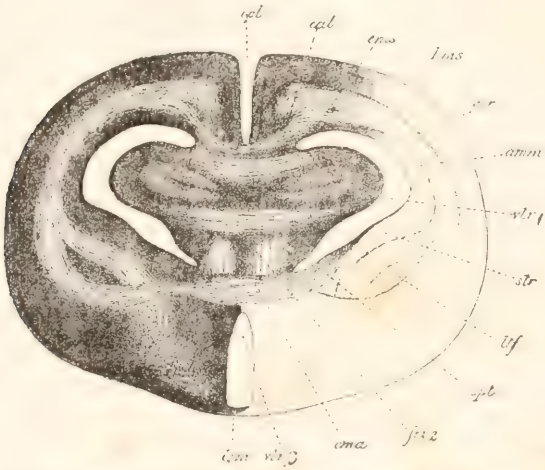


Fig. 275. — Coupe transversale du cerveau d'un embryon de Lapin de 5 centim. de longueur (d'après Mihalkovics) (*).

d'Ammon) (fig. 275 *amm*, 276 et 277 *h*, et 278 *am*). Après que le rudiment de la corne descendante s'est transformé en un simple prolongement du ventricule latéral, le pied d'hippocampe forme une saillie sur son plancher.

La lame du repli inférieur devient très mince, et sur sa face externe se développe un plexus vasculaire qui dérive de la cloison de tissu conjonctif interhémisphérique et qui est semblable à celui de la voûte du troisième ventricule. Cette lame constitue un repli très saillant dans

(*) La coupe passe presque par le bord postérieur du *septum lucidum*, immédiatement en avant du trou de Monro.

hms, hémisphères cérébraux. — *cal*, corps calleux. — *amm*, corne d'Ammon (grand pied d'hippocampe). — *cms*, commissure supérieure des cornes d'Ammon. — *spl*, *septum lucidum*. — *fx*2, fibres verticales du fornix. — *cma*, commissure antérieure. — *lm*, *lamina terminalis*. — *str*, corps strié. — *lf*, noyau lenticulaire du corps strié. — *vt*1, ventricule latéral. — *vt*3, troisième ventricule. — *ipl*, scissure interhémisphérique.

la cavité du ventricule latéral et forme, conjointement avec le tissu conjonctif vasculaire qu'elle contient, le plexus choroïdien du ventricule latéral (fig. 276 et 277, *pl*).

Il résulte clairement de cette description qu'une fissure marginale conduisant dans la cavité du ventricule latéral n'existe pas dans le sens souvent employé dans les ouvrages d'anatomie humaine, puisque l'épithélium qui recouvre le plexus choroïdien, et qui fait suite à la paroi proprement dite du cerveau, est une membrane continue. L'*épithélium* du plexus choroïdien du ventricule latéral est absolument indépendant de celui du plexus choroïdien du troisième ventricule, bien que la voûte de celui-ci soit nécessairement en continuité, au niveau des trous de

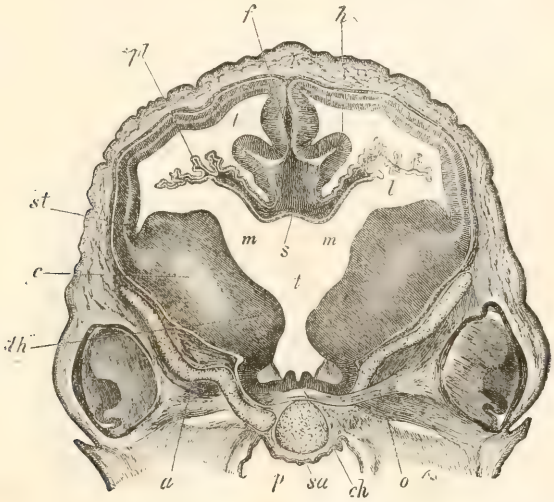


Fig. 276. — Coupe transversale du cerveau d'un embryon de brebis de 2,7 centim. de longueur (d'après Kölliker) (*).

Monro, avec la paroi interne du ventricule latéral (fig. 276, *s*). Toutefois les *éléments vasculaires* des deux plexus sont des formations continues.

Les parties les plus caractéristiques du cerveau des Mammifères sont les commissures qui relient entre eux les deux hémisphères, savoir : la commissure antérieure, le *fornix* et le corps calleux, dont les deux dernières sont particulières à cette classe de Vertébrés.

Par suite de la fusion des parois internes des hémisphères en avant

(*) La coupe passe au niveau du trou de Monro.

st, corps strié. — *m*, trou de Monro. — *t*, troisième ventricule. — *pl*, plexus choroïdien du ventricule latéral. — *f*, faux du cerveau. — *th*, partie antérieure de la couche optique. — *ch*, chiasma. — *o*, nerf optique. — *c*, fibres des pédoncules cérébraux. — *h*, corne d'Ammon. — *p*, pharynx. — *sa*, présphénoïde. — *a*, orbito-sphénoïde. — *s*, partie de la voûte du cerveau au point de réunion de la voûte du troisième ventricule avec la *lamina terminalis*. — *l*, ventricule latéral.

de la *lamina terminalis*, il se forme une cloison solide, le *septum lucidum* (cloison transparente), qui est en continuité en arrière avec la *lamina terminalis* et en dessous avec les corps striés (fig. 271 et 275, *spt*). Les commissures dont nous venons de parler naissent dans cette cloison par une série de différenciations. Chez l'homme, elle reste creusée d'une cavité close connue sous le nom de cinquième ventricule, mais qui n'a aucune communication avec les véritables ventricules du cerveau.

Dans la cloison transparente se forment, d'abord en bas, les fibres transversales de la commissure antérieure (fig. 271 et 275, *cma*) et dans la partie supérieure les fibres verticales du *fornix* (fig. 271 et 275, *frx* 2).

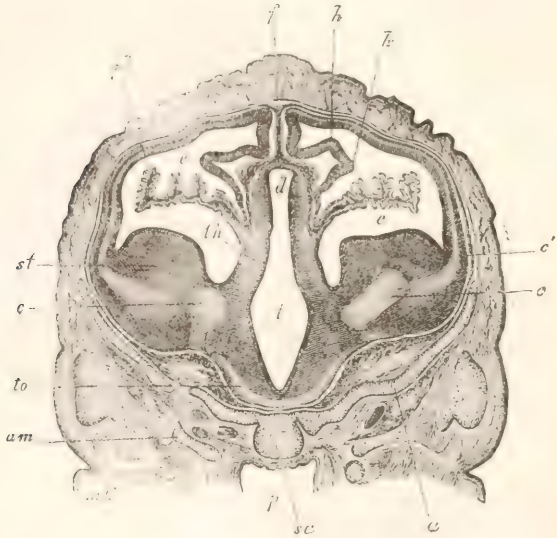


Fig. 277. — Coupe transversale du cerveau d'un embryon de brebis de 2,7 centim. de longueur (d'après Kölliker) (*).

Celles-ci se rencontrent au-dessus du trou de Monro, et de là divergent en arrière sous le nom de piliers postérieurs pour se perdre dans la corne d'Ammon (fig. 275, *amm*). Du côté ventral, elles se continuent, comme piliers descendants ou antérieurs du *fornix*, dans le *corpus albicans* et de là dans les couches optiques.

Le corps calleux ne se forme qu'après la commissure antérieure et

* Cette coupe est prise un peu en arrière de celle que représente la figure 276 et passe par la partie postérieure des hémisphères et du troisième ventricule.

st, corps strié. — *th*, couche optique. — *to*, *tractus opticus*. — *t*, troisième ventricule. — *d*, voûte du troisième ventricule. — *e*, fibres des pédoncules cérébraux. — *c'*, leur rayonnement dans les parois des hémisphères. — *c*, ventricule latéral avec le plexus choroïdien *pl*. — *h*, corne d'Ammon. — *f*, faux primitive. — *am*, dispheno-ethmoïde. — *o*, orbito-sphénoïde. — *sa*, présphénoïde. — *p*, pharynx. — *mk*, cartilage de Meckel.

le *fornix*. Il prend naissance dans la partie supérieure de la région (*septum lucidum*) formée par la fusion des parois latérales des hémisphères (fig. 271 et 275 *cal*), et c'est seulement sa partie antérieure recourbée — le genou ou rostre — qui se développe d'abord. Cette partie se rencontre seule chez les Monotrèmes et les Marsupiaux. La partie postérieure, qui existe chez tous les Monodelphes, se forme peu à peu, à mesure que les hémisphères s'étendent plus en arrière.

Le cerveau des Mammifères est primitivement tout à fait lisse, comme celui des Vertébrés inférieurs. Chez beaucoup de Mammifères, les Monotrèmes, les Insectivores, etc., cet état reste à peu près le même pendant la vie tout entière, tandis que dans la majorité des Mammifères un système plus ou moins compliqué de sillons se développe à sa surface. Le plus important et le premier formé de ces sillons est la scissure de Sylvius. Elle naît au moment où les hémisphères, par suite de leur extension en avant et en arrière des corps striés, ont pris à peu près la forme d'un haricot. A la base des hémisphères, qui correspond au hile du haricot, une dépression peu profonde apparaît et constitue le premier indice de la scissure de Sylvius. La partie du cerveau située au fond de cette scissure est connue sous le nom d'*Insula* de Reil.

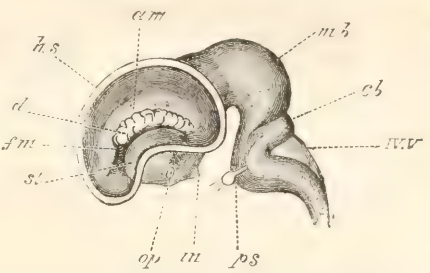


Fig. 278. — Vue latérale de l'encéphale d'un embryon de veau de 5 centim. de longueur (d'après Mihalkovics) (*).

Lobes olfactifs. — Les lobes olfactifs, ou rhinencéphales, sont des xcroissances secondaires des hémisphères cérébraux renfermant des prolongements des ventricules latéraux ; cependant, ils peuvent être pleins à l'état adulte. Chez les Oiseaux, les Élasmobranches, et probablement chez d'autres formes, ils se développent, d'après Marshall, après les nerfs olfactifs, de sorte que la région olfactive des hémisphères est indiquée avant l'apparition des lobes olfactifs.

Ces lobes se développent chez la plupart des Vertébrés à la partie antérieure et inférieure des hémisphères (fig. 266, *olf*), à un stade assez précoce du développement. Chez les Élasmobranches, ils ne naissent pas à la base, mais sur les parties latérales du cerveau (fig. 279) et se divisent ensuite en une portion bulbeuse et un pédon-

(*) On a enlevé la paroi externe de l'hémisphère pour laisser voir l'intérieur du ventricule latéral gauche.

hs, paroi sectionnée de l'hémisphère. — *st*, corps strié. — *am*, corne d'Ammon. — *d*, plexus choroïdien du ventricule latéral. — *fm*, trou de Monro. — *op*, *tractus opticus*. — *in*, infundibulum. — *mb*, cerveau moyen. — *cb*, cervelet. — *IV.V*, voûte du quatrième ventricule. — *ps*, pont de Varole, à côté duquel se trouve le nerf de la cinquième paire avec le ganglion de Gasser.

cule. Leur structure offre des variations considérables à l'état adulte.

Chez les Amphibiens, on considère ordinairement comme lobes olfactifs les prolongements antérieurs pleins déjà signalés des hémisphères cérébraux ; mais d'après Götte, dont les vues me paraissent reposer sur des raisons solides, on devrait plutôt regarder comme tels de petites papilles situées à la base de ces prolongements, d'où naissent les nerfs olfactifs et qui contiennent un diverticule du ventricule latéral. L'apparition de ces papilles précède celle des prolongements antérieurs pleins des hémisphères.

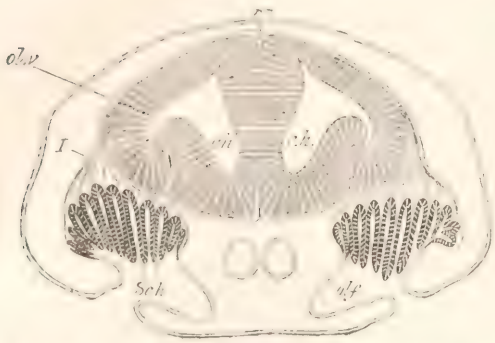


Fig. 279. — Coupe du cerveau et de l'organe olfactif d'un embryon de *Scyllium* (modifiée d'après les figures de Marshall et les miennes) (*).

Les lobes olfactifs sont petits chez les Oiseaux. Ils naissent, chez le Poulet (Marshall), au septième jour de l'incubation.

Conclusions générales sur le système nerveux central.

On a vu plus haut que l'encéphale et la moelle épinière sont constitués primitivement par une paroi uniforme de cellules épithéliales et que la première différenciation consiste dans la formation d'une couche externe de substance blanche, d'une moyenne de substance grise (cellules ganglionnaires) et d'une interne épithéliale. Cette texture histologique primitive qui, dans beaucoup de parties de l'encéphale au moins, ne s'observe que dans les premiers stades du développement, reçoit une explication phylogénétique simple.

Ainsi qu'il a déjà été exposé au commencement de ce chapitre, le système nerveux central était originellement une partie différenciée de l'épiderme superficiel.

Cette différenciation (comme on peut le conclure d'après les caractères du système nerveux chez les Cœlentérés et les Echinodermes) a consisté dans la transformation en fibres nerveuses des extrémités internes des cellules épithéliales; en d'autres termes, la première différenciation a consisté dans la formation d'une couche de substance blanche à la face interne de l'épiderme. Le stade suivant amena la sé-

(*) *ch*, hémisphères cérébraux. — *olv*, vésicule olfactive. — *olf*, fossette olfactive. — *sch*, repli de Schneider. — *I*, nerf olfactif. La ligne indicatrice a été par erreur prolongée jusqu'au cerveau. — *pn*, prolongement antérieur de la glande pinéale.

paration d'une couche profonde de l'épiderme, comme couche de cellules ganglionnaires, d'avec la couche épithéliale superficielle, c'est-à-dire la formation d'une couche moyenne de cellules ganglionnaires et d'une couche externe épithéliale. Ainsi, phylogénétiquement, les trois mêmes couches que celles qui apparaissent d'abord dans l'ontogénie du système nerveux des Vertébrés se sont successivement différenciées, et dans les deux cas elles occupent évidemment la même situation, puisque le canal central du système nerveux des Vertébrés, résultant d'une involution, se trouve à vrai dire à la surface externe, et la partie extérieure de la moelle épinière, à la surface interne.

La distinction très nette entre la substance blanche et la substance grise est probablement un caractère acquis chez les Vertébrés supérieurs, puisqu'une telle distinction n'existe pas chez l'*Amphioxus*, bien que les fibres nerveuses soient surtout à l'extérieur et les cellules nerveuses à l'intérieur.

Comme il a déjà été dit dans le chapitre XII, il est probable que l'axe nerveux ne s'est pas divisé primitivement en encéphale et en moelle épinière, mais en : 1° un cerveau antérieur, représentant le ganglion du lobe préoral, et 2° la partie postérieure de l'axe nerveux, comprenant les cerveaux moyen et postérieur ainsi que la moelle épinière. Cette vue sur la division primitive du système nerveux central s'accorde d'une manière assez satisfaisante avec les phénomènes du développement. Histologiquement, le cerveau antérieur diffère plus du reste du système nerveux que les parties postérieures ne diffèrent entre elles; en se terminant, comme elle le fait, au bord antérieur du plancher du cerveau moyen, l'extrémité antérieure de la notochorde forme la limite entre ces deux parties du système nerveux central (voy. fig. 269), et enfin les nerfs du cerveau antérieur s'écartent par leurs caractères de ceux du cerveau moyen et du cerveau postérieur.

Cette division primitive du système nerveux central disparaît chez tous les Vertébrés proprement dits et une division secondaire — correspondant à la tête secondaire des Vertébrés — en encéphale et moelle épinière lui succède. Après s'être constitué dans ces formes, l'encéphale se divise à son tour en cerveaux antérieur, moyen et postérieur. Comme nous l'avons déjà vu, le cerveau antérieur est le ganglion originel du lobe préoral. Le cerveau moyen paraît être le lobe ou ganglion de la troisième paire de nerfs (première paire de nerfs segmentaires); mais le cerveau postérieur est une formation plus complexe, dont chaque partie (indiquée peut-être par les étranglements qui apparaissent souvent à un stade précoce du développement, donne naissance à une paire de nerfs segmentaires et est homologue, approximativement parlant, avec le cerveau moyen tout entier.

Le type de différenciation de chacune des vésicules primitivement simples formant le cerveau antérieur, le cerveau moyen et le cerveau

postérieur est d'une grande uniformité dans toute la série des Vertébrés; mais il est très instructif de remarquer les variations considérables dans l'importance relative des parties de l'encéphale chez les différents types. Ceci est particulièrement frappant en ce qui concerne le cerveau antérieur, où les hémisphères cérébraux, qui étaient à peine différenciés comme parties spéciales du cerveau antérieur dans les types les plus primitifs éteints actuellement, ce que nous pouvons conclure des données de l'embryologie, sont graduellement devenus de plus en plus saillants jusqu'à constituer, chez les Mammifères les plus élevés, une partie de l'encéphale plus importante que toutes les autres ensemble.

Le peu que l'on connaît relativement à la signification des excroissances plus ou moins correspondantes entre elles du plancher et de la voûte du thalamencéphale et qui constituent l'infundibulum et la glande pinéale a déjà été mentionné à l'occasion du développement de ces parties.

(332) C. J. Carus. *Versuch einer Darstellung d. Nervensystems, etc.* Leipzig, 1814.

(333) J. L. Clark. Researches on the development of the spinal cord in Man, Mammalia and Birds (*Phil. Trans.*, 1862).

(334) E. Dursy. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte des Hirnanhanges (*Centralblatt f. d. med. Wissenschaften.* 1868, n° 8).

(335) E. Dursy. *Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere.* Tübingen, 1869.

(336) A. Ecker. Zur Entwicklungsgeschichte der Furchen und Windungen der Grosshirn-Hemisphären im Fœtus des Menschen (*Archiv f. Anthropologie*, v. Ecke und Lindenschmidt, III. 1868.)

(337) E. Ehlers. Die Epiphyse am Gehirn d. Plagiostomen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX, suppl. 1878).

(338) P. Flechsig. *Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen.* Leipzig, 1876.

(339) V. Hensen. Zur Entwicklung des Nervensystems (*Virchow's Archiv*, XXX. 1864).

(340) L. Löwe. Beitrage z. Anat. u. z. Entwick. d. Nervensystems d. Saugethiere u. d. Menschen. Berlin, 1880.

(341) L. Löwe. Beitrage z. vergleich. Morphogenesis d. centralen Nervensystem d. Wirbelthiere (*Mittheil. a. d. embryol. Instit. Wien*, II. 1880).

(342) A. M. Marshall. The Morphology of the Vertebrate olfactory organ (*Quart. Journ. of Micr. Science*, XIX. 1879).

(343) V. v. Mihalkovics. *Entwicklungsgeschichte d. Gehirns.* Leipzig, 1877.

(344) W. Müller. Ueber Entwicklung und Bau der Hypophysis und des Processus infundibuli cerebri (*Jenaische Zeitschrift*, VI. 1871).

(345) H. Rahl-Rückhard. Die gegenseitigen Verhältniss d. Chorda, Hypophysis, etc. bei Haifischembryonen, nebst Bemerkungen üb. d. Deutung d. einzelnen Theile d. Fischgehirns (*Morphol. Jahrbuch*, VI. 1880).

(346) H. Rathke. Ueber die Entstehung der glandula pituitaria (*Müller's Archiv f. Anat. und Physiol.*, V. 1838).

(347) C. B. Reichert. *Der Bau des menschlichen Gehirns.* Leipzig, 1859 u. 1861.

(348) F. Schmidt. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte des Gehirns (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, XI. 1862).

(349) G. Schwalbe. Beitrage z. Entwick. d. Zwischenhirns (*Sitz. d. Jenaischen Gesell f. Med. u. Naturwiss.* 23 jan., 1880).

(350) Friedr. Tiedemann. *Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns im Fœtus des Menschen.* Nuremberg, 1816.

DÉVELOPPEMENT DES NERFS CRANIENS ET DES NERFS RACHIDIENS (1).

Tous les nerfs sont des excroissances du système nerveux central; mais les nerfs crâniens et les nerfs rachidiens offrent, dans leur développement, des différences assez grandes pour qu'il y ait avantage à les étudier séparément.

Nerfs rachidiens. — Les racines postérieures des nerfs rachidiens, ainsi que certaines racines crâniennes, naissent de la même manière et d'une même formation, et apparaissent longtemps avant les racines antérieures. Dans la description du mode de développement des nerfs rachidiens, on peut prendre pour type les Poissons élasmobranches.

Tous ces nerfs naissent sous forme d'excroissances d'une bandelette cellulaire médiane qui apparaît sur le côté dorsal de la moelle épi-

(1) Remak fait dériver les ganglions des racines postérieures du tissu des somites mésoblastiques, et, marchant sur ses traces, la plupart des auteurs ont cru que le système nerveux périphérique a une origine mésoblastique. Cette manière de voir, que rejetaient déjà, d'après des considérations théoriques, Hensen et d'autres auteurs, fut enfin attaquée par His (n° 297) sur le terrain de l'observation. His (n° 352, p. 458) trouva, dans le Poulet, que « les ganglions spinaux de la tête et du tronc naissent d'une petite bande de substance située entre la lame médullaire et l'épiblaste et qu'il appela le cordon intermédiaire. » Il ajoute : « Avant la fermeture du tube médullaire, cette bande forme un sillon particulier, le sillon intermédiaire, situé tout près des bords de la lame médullaire. Pendant que la fermeture de cette lame en un tube se complète, le sillon intermédiaire primitif devient un cordon compacte. A la tête de l'embryon naît, de la même manière, un bourrelet longitudinal qui sépare la suture de l'encéphale de celle de l'épiblaste. Dans la région cervicale et dans le reste du tronc (*), le cordon intermédiaire n'est pas situé sur la suture médiane du tube médullaire, mais sur le côté, et forme un bourrelet dont la section est triangulaire avec une légère échancrure. » De ce cordon intermédiaire naissent, dans la tête, quatre ganglions, savoir : le ganglion trijumeau, le ganglion acoustique, le ganglion glosso-pharyngien et le ganglion pneumogastrique, et dans le tronc, les ganglions spinaux. Dans les deux régions il s'unit d'abord au tube médullaire.

Dans la description qui précède, j'ai donné autant que possible une traduction littérale des propres termes de His, afin que le lecteur puisse facilement saisir la pensée de l'auteur.

Postérieurement au mémoire (n° 297) de His, j'ai fait un exposé de mes propres recherches sur ce sujet (n° 351), d'après lequel tous les nerfs naissent de la moelle épinière sous forme d'excroissances cellulaires. J'ai omis de faire remarquer que quelques-uns des stades décrits par moi l'avaient déjà été exactement par His, mais avec une interprétation très différente. Les résultats obtenus par Marshall et ensuite par Kolliker sont en général semblables aux miens, et Hensen de son côté, et presque en même temps que moi, a publié sur les nerfs des Mammifères quelques courtes observations conformes aux miennes.

Depuis, His est encore revenu sur ce sujet (n° 352), et comme résultat de son travail, il a affirmé de nouveau ses premières données. Cependant je ne puis, sur ce point, accepter ses interprétations, et je dois renvoyer le lecteur désireux d'en faire une étude plus complète au mémoire même de His.

(*) Le texte anglais correspondant à ce passage est ainsi conçu : « In the parts of the neck and in the remaining région of the neck..... » Il m'a paru impossible de lui trouver un sens admissible, de même qu'au texte allemand dont il est la traduction littérale. Pour sortir d'embarras, je me suis adressé à l'auteur du mémoire original, M. His, qui a bien voulu me répondre que ce passage de son mémoire contient une faute d'impression, et qu'à la place de « Im Halstheile und im übrigen Halsgebiete... », il fallait substituer : « Im Halstheile und im übrigen Rumpfgebiete... » (dans la région cervicale et dans le reste du tronc). (Trad.

nière (fig. 280 A, *pr*) et qui a été appelée par Marshall la crête neurale. A chacun de ses points où une paire de nerfs doit se développer,

Fig. 280 A. — Coupe transversale d'un embryon de *Pristiurus* montrant la prolifération des cellules qui doivent former la crête neurale (*).

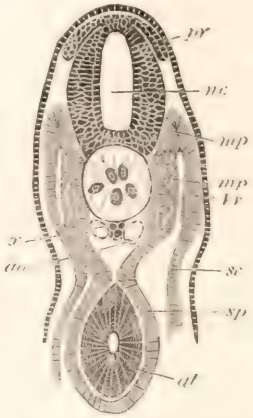


Fig. 280 B. — Coupe transversale du tronc d'un embryon un peu plus âgé que celui représenté dans la figure 280 A (**).

il naît deux excroissances saillantes, pyriformes, une de chaque côté, qui s'appliquent étroitement sur les faces latérales de la moelle épinière (fig. 280 B, *pr*). Ces excroissances sont les rudiments des racines nerveuses postérieures. Pendant qu'elles sont encore fixées à l'arête dorsale de la moelle épinière, elles acquièrent des dimensions considérables (fig. 280 B, *pr*).

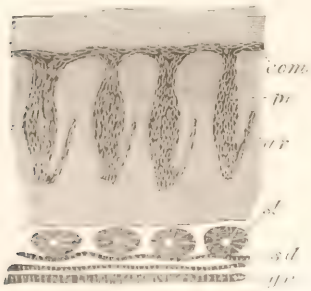


Fig. 281. — Coupe longitudinale verticale d'une partie du tronc d'un jeune embryon de *Scyllium* (***).

Leur point d'attache à cette arête n'est pas permanent ; mais avant de décrire le sort ultérieur des rudiments nerveux, il importe de dire quelques mots de la crête neurale. Au moment où les nerfs commencent à modifier leur point d'attache à la moelle épinière, apparaît, chez les Élasmobranches, une commissure longitudinale qui réunit les extrémités dorsales de tous les nerfs rachidiens (fig. 281, 282, *com*) ainsi que celle des nerfs vague et glosso-pharyngien. Jusqu'ici, on

(*) [illegible] — *nc*, canal neural. — *ch*, notochorde. — *ao*, aorte.

(**) [illegible] canal neural. — *pr*, racine postérieure d'un nerf spinal. — *x*, tige submotochordale. — *ao*, aorte. — *Ar*, mésoblaste somatique. — *sp*, mésoblaste splanchnique. — *mp*, plaque musculaire. — *mp'*, portion de plaque musculaire transformée en muscle. — *Vv*, portion de la plaque vertébrale qui donnera naissance aux corps vertébraux. — *al*, cavité digestive.

(***) [illegible] les extrémités dorsales des racines nerveuses postérieures. — *pr*, gan[illegible] — *ar*, racines antérieures. — *st*, tubes segmentaires. — *sd*, canal segmen[illegible] [illegible] la cavité générale du corps dans la région du futur bourrelet germinatif.

n'a rencontré cette commissure complètement développée que chez les Élasmobranches ; on doit cependant la regarder comme une formation d'une très grande importance morphologique.

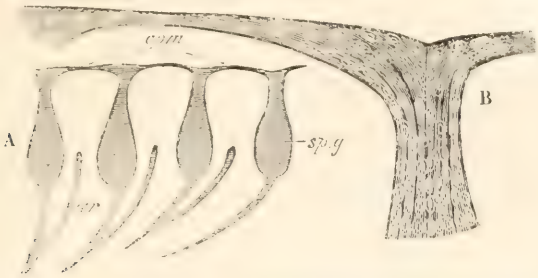


Fig. 282. — Coupe longitudinale des nerfs rachidiens de *Scyllium* montrant la commissure qui les réunit (*).

Il est probable, bien que ce point ne soit pas encore définitivement établi, que cette commissure dérive de la crête neurale qui, par suite, semble se diviser en deux cordons unis chacun à une des séries de racines dorsales.

Revenons à l'attache primitive des rudiments nerveux aux parois de la moelle épinière ; nous avons déjà dit qu'elle n'est pas permanente. En fait, vers le temps de l'apparition de la commissure signalée plus haut, elle devient extrêmement délicate ou disparaît complètement.

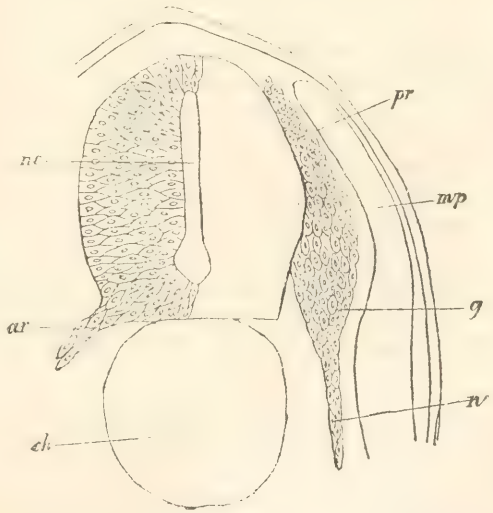


Fig. 283. — Coupe transversale de la partie dorsale du tronc d'un embryon de *Torpedo* (**).

Les rudiments des nerfs se divisent alors en trois parties (fig. 283 et 284) : 1° une proximale cylindrique, à laquelle se fixe la commissure longitudinale (*pr*) ; 2° une portion élargie, rudiment d'un ganglion (*g* et *spg*), et 3° une portion distale qui

(*) A, coupe passant par une série de nerfs.
B, vue considérablement agrandie de la partie dorsale de l'un des nerfs et de la commissure qui s'y unit.
com, commissure. — *sp.g*, ganglion des racines postérieures. — *ar*, racine antérieure.
(**) *pr*, racine postérieure d'un nerf spinal. — *g*, ganglion spinal. — *n*, nerf. — *ar*, racine antérieure d'un nerf spinal. — *ch*. notochorde. — *nc*, canal neural. — *mp*, lame musculaire.

forme le commencement du nerf (*n*). Bientôt on voit la portion proximale s'unir à la paroi latérale de la moelle épinière à une distance très considérable de son point primitif d'attache ; en outre, elle s'y fixe, non par son extrémité, mais par son côté (fig. 284, *x*). Les extrémités dorsales des racines postérieures sont donc libres.

A raison de ses faibles dimensions, cette attache des racines nerveuses à la moelle épinière se distingue très difficilement ; cependant, dans des cas favorables, les préparations montrent une saillie cellulaire évidente qui s'élève de la moelle et qui s'unit à une petite proéminence du bord latéral de la racine nerveuse près de son extrémité proximale. Cette extrémité du nerf est composée de cellules qui se distinguent facilement, par leurs faibles dimensions et leur forme circulaire, de celles qui constituent la portion suivante ou ganglionnaire du nerf. Celle-ci est renflée et se compose de grosses cellules allongées, pourvues de noyaux ovalaires. Le reste du rudiment nerveux forme le commencement du nerf proprement dit, qui, au début, est également composé de cellules allongées (1).

Il est extrêmement difficile de décider si l'attache définitive des racines nerveuses postérieures à la moelle épinière est une formation absolument nouvelle, ou si elle est simplement le résultat d'un déplacement du point primitif d'attache. Je suis disposé à adopter la première manière de voir, qui est aussi celle de Marshall et de His ; toutefois, la fig. 275, qui montre les racines après leur insertion sur les côtés, semble une preuve manifeste en faveur de l'hypothèse que le point d'attache a été simplement changé, processus qui s'expliquerait peut-être par l'extension de la partie dorsale de la moelle épinière. Pour quelques nerfs crâniens cependant, le déplacement est tellement considérable que je ne pense pas qu'il soit possible de l'expliquer sans admettre la formation d'une insertion nouvelle.

Les racines antérieures des nerfs spinaux naissent un peu plus tard que les postérieures, mais pendant que celles-ci sont encore très petites. Chacune d'elles (fig. 285, *ar*), comme une excroissance conique,

(1) La structure cellulaire des racines nerveuses embryonnaires est un point sur lequel j'aurais supposé qu'une différence d'opinion fût impossible, n'eût été le fait que His et Kölliker, à la suite de Remak et d'autres anciens embryologistes, contestent absolument cette structure. Je suis convaincu que personne, étudiant le développement des nerfs chez les Elasmobranches sur des spécimens bien conservés, ne regarderait un seul instant ce point comme douteux, et je ne puis expliquer l'opinion contraire de His, qu'en supposant que les exemplaires qui lui ont servi étaient absolument impropres à la recherche des nerfs. Je n'ai pas l'intention, dans cet ouvrage, d'aborder l'histogénèse des nerfs ; je dirai seulement que, pour les premiers stades de leur développement au moins, mes observations m'ont conduit sous beaucoup de rapports aux mêmes résultats que Götte (*Entwick. d. Unke*, p. 482-483), à cela près que je crois avoir, par mes recherches, suffisamment prouvé que les nerfs naissent sur toute leur longueur comme des excroissances du système nerveux central. A mesure que les fibres nerveuses se différencient des cellules fusiformes primitives, les noyaux deviennent relativement plus rares, et ce fait a probablement induit Kölliker en erreur. Tout en admettant l'existence de noyaux dans les nerfs, Lowe soutient qu'ils appartiennent aux cellules mésoblastiques qui ont passé dans ces organes ; mais cette hypothèse purement gratuite n'est pas appuyée par l'observation du développement.

petite mais distincte, naît de l'un des angles antérieurs de la moelle épinière, avant que cette dernière soit pourvue de son revêtement de substance blanche. Dès le début, les rudiments des racines antérieures ont une apparence un peu fibreuse et une forme indéterminée à leur terminaison périphérique, tandis que le protoplasme dont elles sont formées s'atténue vers l'extrémité. Elles diffèrent des racines postérieures en ce que leur point d'attache à la moelle épinière ne se déplace pas, qu'elles ne sont pas unies l'une à l'autre par une commissure, et qu'elles ne forment pas de ganglion.

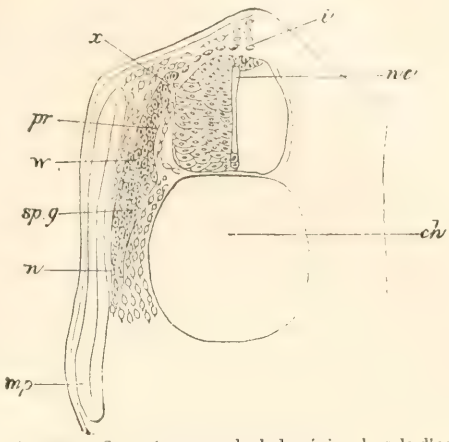


Fig. 284. — Coupe transversale de la région dorsale d'un embryon de *Pristiurus* (*).

Les racines antérieures croissent rapidement et forment bientôt de longs cordons de cellules fusiformes rattachés à la moelle épinière par une large base (fig. 283). Elles se dirigent d'abord obliquement et presque horizontalement en dehors, mais elles se recourbent en bas avant d'atteindre les lames musculaires.

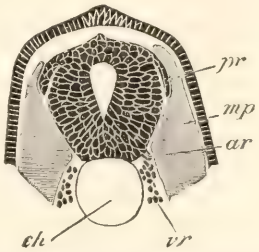


Fig. 285. — Coupe transversale de la région dorsale d'un jeune embryon de *Torpedo* montrant l'origine des racines antérieures et postérieures des nerfs spinaux (**).

Une particularité relative aux racines antérieures et qui offre quelque intérêt est le fait que ces racines ne naissent pas directement au-dessous des postérieures, mais qu'elles alternent avec celles-ci, disposition qui persiste chez l'adulte. Elles sont d'abord complètement séparées des racines postérieures; mais vers le stade représenté dans la figure 283, la jonction s'établit entre chacune des racines postérieures et la racine antérieure correspondante, celle-ci se réunissant à la première un peu au-dessous de son ganglion (fig. 281 et 282).

Bien que j'aie essayé de découvrir la destinée dernière de la commissure qui réunit les racines dorsales, je n'ai pu jusqu'ici y réussir. Cette commis-

(*) *pr*, racine postérieure. — *sp.g*, ganglion spinal. — *n*, nerf. — *x*, point d'attache d'un ganglion à la moelle épinière. — *nc*, canal neural. — *mp*, lame musculaire. — *ch*, notochorde. — *i*, enveloppe de la moelle épinière.

(**) *pr*, racine postérieure. — *ar*, racine antérieure d'un nerf spinal. — *mp*, lame musculaire. — *ch*, notochorde. — *vr* cellules mésoblastiques qui doivent former les corps vertébraux.

sure devient de plus en plus mince, en même temps qu'elle se décompose en fibres protoplasmiques au milieu desquelles sont plongés des noyaux ; finalement, on ne peut plus la distinguer. La seule conclusion que je puisse en tirer, c'est qu'elle s'atrophie peu à peu et disparaît définitivement.

Après la réunion des racines postérieures aux antérieures, les nerfs qui en résultent s'étendent vers le bas et peuvent être facilement suivis sur une longueur considérable. Une branche dorsale particulière naît du ganglion de la racine postérieure (fig. 291, *dn*). Dans les types élevés, la structure des fibres des racines antérieures et des racines postérieures, ainsi que la manière dont elles se comportent vis-à-vis des réactifs colorés, permet, d'après Löwe, de les distinguer aisément et de les suivre côte à côte dans le nerf composé.

Autant qu'on peut le conclure des faits établis, le développement des nerfs spinaux, chez les autres Vertébrés, s'accorde en général avec celui de ces mêmes nerfs chez les Élasmobranches ; *mais aucune commissure dorsale n'a encore été découverte*, excepté pour les deux ou trois premiers nerfs spinaux du Poulet.

Chez le Poulet (Marshall, n° 353), les racines postérieures ressemblent pendant les premiers stades exactement à celles des Elasmobranches, bien que leurs dimensions relativement plus faibles en rendent l'observation difficile. Elles se dirigent d'abord plus ou moins horizontalement en dehors au-dessus des lames musculaires (comme le font également jusqu'à un certain point quelques nerfs chez les Elasmobranches) ; mais dans la suite elles s'appliquent sur les parois latérales du canal neural, comme le montre la figure 124, *sp. g.* Il ne semble pas que les racines des nerfs spinaux postérieurs soient réunies par une bandelette continue. Les stades ultérieurs du développement sont exactement les mêmes que chez les Elasmobranches.

Les racines antérieures n'ont pas été observées d'une manière aussi satisfaisante que les postérieures ; mais elles naissent, peut-être au nombre de plusieurs pour chaque nerf, des angles antérieurs de la moelle épinière et se réunissent ensuite aux racines postérieures.

J'ai suivi le développement de ces dernières racines chez le *Lepidosteus*, où elles apparaissent comme des saillies des angles dorsaux de la moelle épinière, elles s'étendent latéralement en dehors, ayant au début leur extrémité située au-dessus des lames musculaires.

Nerfs crâniens (1). — Les premiers stades du développement des nerfs crâniens ont été le mieux étudiés, en particulier par Marshall (n° 354), chez le Poulet, tandis que les derniers ont été plus complètement observés chez les Élasmobranches, où ils offrent en outre une disposition très primitive. Chez le Poulet, quelques nerfs crâniens apparaissent avant la fermeture complète de la gouttière neurale. Ils naissent sous forme d'excroissances paires d'une bande continue composée de deux lames qui réunit à l'épiblaste externe le

(1) Pour des raisons faciles à comprendre les nerfs optiques seront décrits en même temps que le développement de l'œil.

bord dorsal du canal médullaire incomplètement fermé. On comprendra le mieux ce mode de développement en examinant la figure 286, sur laquelle on voit les deux racines du nerf vague (*vg*) sortir de la bande neurale. Peu après ce stade, la bande neurale se sépare de l'épiblaste et forme une crête fixée sur la voûte de l'encéphale, en même temps que ses deux lames se fusionnent. Les rapports des nerfs crâniens avec l'encéphale sont alors exactement les mêmes que ceux des racines postérieures des nerfs spinaux avec la moelle épinière.

Il ne semble pas possible de décider lequel est le plus primitif, chez le Poulet, du mode de développement des nerfs crâniens, ou de celui des racines postérieures des nerfs spinaux. La différence dans le développement des deux séries de nerfs dépend probablement de l'époque relative de la fermeture du canal neural. La crête neurale appartient manifestement à l'encéphale, puisqu'elle y demeure fixée après que le canal médullaire s'est séparé de l'épiblaste externe.

On ignore si les nerfs crâniens naissent avant la fermeture du canal neural chez d'autres formes que le Poulet.

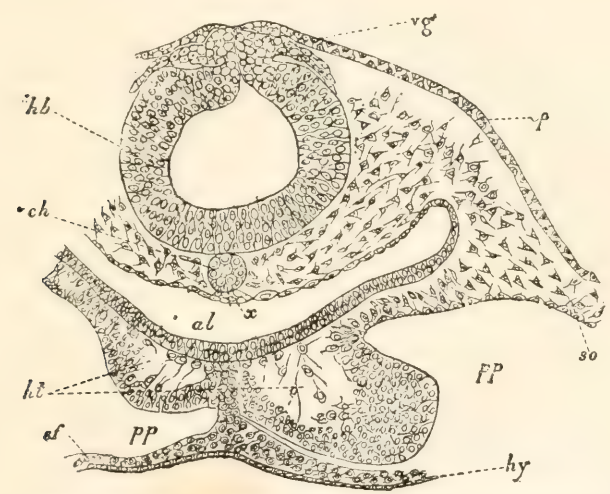


Fig. 286. — Coupe transversale de la partie postérieure de la tête d'un embryon de Poulet de trente heures (*).

La crête neurale de l'encéphale est en continuité avec celle de la moelle épinière, et, après s'être séparée de l'axe nerveux central, elle forme, de chaque côté, une commissure qui unit les nerfs crâniens postérieurs aux nerfs spinaux et se continue avec celle reliant ces derniers entre eux.

(*) *hb*, cerveau postérieur. — *vg*, nerf vague. — *ep*, épiblaste. — *ch*, notochorde. — *x*, épaississement de l'hypoblaste (peut-être le rudiment de la tige submotochordale). — *al*, pharynx. — *ht*, cœur. — *pp*, cavite générale. — *so*, mésoblaste somatique. — *sf*, mésoblaste splanchnique. — *hg*, hypoblaste.

En avant, la crête neurale s'étend jusqu'à la voûte du cerveau moyen (1). Les paires de nerfs qui en naissent indubitablement sont la troisième (Marshall), la cinquième, la septième et le nerf auditif (par une seule racine), le glosso-pharyngien et les divers éléments du nerf vague (comme racines distinctes chez les Élasmobranches, mais comme racine unique chez les Oiseaux). D'après Marshall, le nerf olfactif naît probablement aussi de cette crête. Cependant, il sera préférable de traiter de ce nerf séparément, après avoir décrit ceux qui proviennent sûrement de la crête neurale.

Le développement ultérieur des nerfs crâniens qui viennent d'être énumérés concorde en beaucoup de points, et peut-être est-il permis de prendre pour type le nerf glosso-pharyngien, tel qu'il se développe chez les Élasmobranches. Ce nerf est relié par une commissure à ceux qui le suivent ; mais cette particularité peut être négligée pour le moment. Au début, il naît de la ligne dorsale du cerveau postérieur au niveau et immédiatement en arrière de la capsule auditive ; mais il quitte visiblement cette attache primitive pour en contracter une secondaire à peu près à mi-hauteur sur la paroi latérale du cerveau postérieur. Le rudiment primitif non différencié se divise bientôt, exactement comme une véritable racine postérieure de nerf spinal, en une racine, un ganglion et un nerf proprement dit. La branche principale du nerf se dirige du côté ventral et fournit au premier arc branchial (fig. 287, *gl*). Bientôt après il envoie en avant une branche plus petite qui se rend à l'arc hyoïdien, de manière que le nerf se bifurque au-dessus de la fente hyo-branchiale. Ainsi, un nerf crânien typique paraît se développer, excepté en ce qui concerne ses rapports avec les fentes viscérales, exactement comme la racine postérieure d'un nerf spinal.

La plupart des nerfs crâniens du groupe mentionné ci-dessus éprouvent des différenciations secondaires en rapport avec le caractère hautement différencié de la tête, et exigent une courte description de ce que l'on sait sur leur développement particulier.

Nerf glosso-pharyngien et nerf vague. — En arrière de l'organe auditif naît, chez le *Scyllium*, une série de cinq nerfs qui se dirigent en bas respectivement vers les premier, deuxième, troisième, quatrième et cinquième arcs branchiaux.

Chaque arc reçoit donc un nerf, qui longe le bord postérieur de la fente située en avant ; une seconde branche antérieure, qui se détache au-dessus

(1) Marshall pense que la crête neurale s'étend en avant de la région de la vésicule infundibulaire. Je n'ai pu me convaincre complètement de l'exactitude de cette donnée. Sur mes préparations, l'épiblaste est très épaissi le long de la dépression médiane de cette partie de la voûte de l'encéphale ; mais ce que Marshall représente comme une paire d'extrémités semblables à celles des véritables nerfs (nº 354, pl. II, fig. 6), m'a paru être une partie de l'épiblaste externe, et je crois que ces saillies restent unies à ce dernier après que l'encéphale s'en est entièrement séparé.

de chaque fente et se dirige vers l'arc précédent, se développe plus tard. Les racines qui unissent ces nerfs à l'encéphale partent d'abord de l'arête dorsale; mais elles finissent par se fixer plus bas, à peu près à mi-hauteur sur les parois latérales. Le plus antérieur de ces nerfs est le glosso-pharyngien. Les quatre suivants, comme l'a montré Gegenbaur (1), équivalent à quatre nerfs indépendants, mais forment ensemble un nerf composé que nous pouvons appeler brièvement le nerf vague.

Ce nerf composé, conjointement avec le glosso-pharyngien, devient bientôt très compliqué et offre quelques particularités remarquables. Il existe cinq branches (fig. 287 B), savoir : le glosso-pharyngien (*gl*) et les quatre branches du nerf vague, dont les dernières naissent de l'encéphale probablement par un plus grand nombre de cordons. Après leur sortie de l'encéphale, toutes ces racines sont unies l'une à l'autre par une commissure (fig. 287 B, *vg*) en continuité avec celle des racines postérieures des nerfs spinaux, et de cette commissure partent obliquement en bas et en arrière les cinq branches, *dont chacune se dilate en un renflement ganglionnaire*. Elles sont de nouveau réunies par une seconde et épaisse commissure, qui se continue en arrière comme branche intestinale du nerf vague. D'ailleurs, les nerfs se dirigent du côté ventral, chacun vers son arc respectif. Le nerf latéral naît de la commissure inférieure en un point dont je n'ai pas déterminé avec certitude les rapports avec les branches du nerf vague.

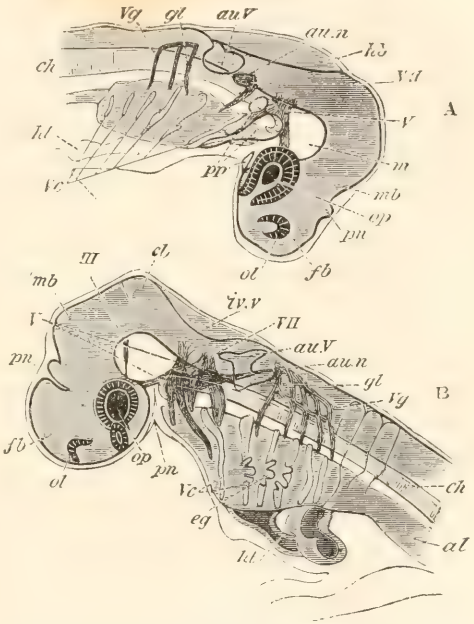


Fig. 287. — Têtes d'embryons d'Élasmobranches à deux stades vus par transparence (*).

Relativement à la commissure dorsale, qui dérive presque certainement de la crête neurale originelle, on doit remarquer qu'elle se continue sur une

(1) *Ueber d. Kopfnerven von Hexanchus*, etc., *Jenaisch Zeitschrift*, vol. VII, 1871.

(*) A, embryon de *Pristiurus* au même stade que celui de la figure 31 F. — B, embryon de *Scyllium* un peu plus avancé.

III, *V*, *VII*, nerfs de la troisième, de la cinquième et de la septième paire. — *au.n*, nerf acoustique. — *gl*, nerf glosso-pharyngien. — *Vg*, nerf vague. — *fb*, cerveau antérieur. — *pn*, glande pinéale. — *mb*, cerveau moyen. — *hb*, cerveau postérieur. — *iv.v*, quatrième ventricule. — *cb*, cervelet. — *ol*, fossette olfactive. — *op*, œil. — *au.V*, vésicule auditive. — *m*, mésoblaste de la base du cerveau. — *ch*, notochorde. — *ht*, cœur. — *Vc*, fentes viscérales. — *eg*, branchies externes. — *pp*. cavités céphaliques.

assez longue étendue entre la dernière branche du nerf vague et le premier nerf spinal ; c'est probablement là le reste d'une partie de la commissure qui réunissait les branches postérieures du nerf vague, au stade de l'évolution des Vertébrés où les fentes viscérales postérieures existaient encore. Ces branches du nerf vague se sont probablement conservées en partie dans les ramifications du rameau intestinal de ce nerf (Gegenbaur). L'origine de la commissure inférieure, qui se continue dans le rameau intestinal du nerf vague, n'a pas encore été observée chez l'embryon.

Le nerf latéral est très probablement une branche sensitive du nerf vague, dont l'extension dans la partie postérieure du tronc eut pour cause l'allongement graduel en arrière, de la ligne latérale (1), d'où la nécessité pour le nerf qui lui fournit des rameaux de s'allonger en même temps (Voyez la section sur la ligne latérale).

Chez le Poulet, le rudiment commun des nerfs vague et glosso-pharyngien (Marshall) dont nous avons déjà parlé se divise dans la suite en deux parties, une antérieure qui forme le nerf glosso-pharyngien, et une postérieure, le nerf vague.

Nerf facial et nerf auditif. — Comme l'ont montré les observations de Marshall et les miennes, le nerf de la septième paire et le nerf auditif ont un rudiment commun, qui se divise presque immédiatement en deux branches. La branche antérieure se dirige en ligne droite vers l'arc hyoïdien (fig. 287 A, *vii*) et constitue le rudiment du nerf facial, tandis que la seconde (fig. 287 A, *au, n*), ou le rudiment du nerf auditif, développe un renflement ganglionnaire, puis se porte en arrière en rasant la paroi ventrale de l'involution auditive (fig. 288).

Bientôt le nerf de la septième paire ou le nerf facial se complique davantage. Comme le nerf glosso-pharyngien et le nerf vague, il émet de bonne heure une branche qui naît au-dessus de la fente viscérale antérieure (spiracule), et fournit à l'arc mandibulaire (fig. 287 B). Cette branche devient le nerf prespiraculaire de l'adulte et est l'homologue de la corde du tympan des Mammifères. Outre cette branche typique, deux autres assez remarquables partent de ce nerf à une période très précoce du développement. L'une naît de son bord antérieur dorsal et se dirige en avant vers la *partie frontale de la tête*, immédiatement au-dessus de la branche ophthalmique de la cinquième paire, que nous allons décrire à l'instant. C'est là la portion principale ou superficielle du nerf ordinairement désigné chez l'adulte sous le nom de rameau ophthalmique superficiel (2).

L'autre rameau du facial est la branche palatine — pétrosal superficiel des Mammifères — dont le trajet a été plus complètement étudié par Marshall que par moi-même. Marshall a montré qu'il naît « au-dessous et tout près de la racine de la branche ophthalmique, » et « qu'il se dirige en bas et en avant, immédiatement en dehors de la branche maxillaire du trijumeau,

(1) La distribution particulière, mais assez fréquente, des rameaux des nerfs de la cinquième et de la septième paire à la ligne latérale doit être expliquée de la même manière.

(2) Les deux branches du rameau ophthalmique superficiel étaient désignées dans ma *Morphologie des Elasmobranch Fishes* sous les noms de rameau ophthalmique superficiel et rameau ophthalmique profond. La nomenclature employée dans le texte est celle de Sewalle, qui est probablement plus correcte que la mienne.

parallèlement à cette branche. » Ce rameau du facial semble avoir avec la branche maxillaire supérieure du trijumeau le même genre de rapports que le rameau ophthalmique du premier de ces nerfs avec le rameau ophthalmique du second.

La racine ainsi que les branches principales du nerf facial sont pourvues de ganglions.

On doit probablement regarder le nerf auditif comme une partie spécialement différenciée d'une branche dorsale du facial ; en même temps, il n'est pas invraisemblable que la branche ophthalmique ne soit une branche dorsale comparable à celle de l'un des nerfs spinaux.

Nerf trijumeau. — Peu après son apparition, la racine du nerf trijumeau se déplace de manière à se fixer plus bas, à peu près vers la partie moyenne des parois latérales de l'encéphale. Tout près de son origine se développe un gros ganglion, le rudiment du ganglion de Gasser. La branche principale du nerf gagne l'arc mandibulaire (fig. 287 A, V), avec lequel elle contracte les mêmes rapports que les nerfs crâniens postérieurs avec leurs arcs respectifs.

Bientôt après se développent deux autres branches, que je n'avais pas distinguées d'une manière particulière dans mon mémoire original. L'une, dorsale, se dirige parallèlement à la branche ophthalmique du nerf facial et forme, d'après la nomenclature déjà adoptée, la portion profonde de l'ophthalmique superficiel chez l'adulte.

Le second nerf (fig. 287 A) se porte en avant au-dessus de la cavité céphalique mandibulaire et marche directement vers l'œil, *près duquel il se rencontre et s'unit avec le nerf de la troisième paire*, au point où se forme le ganglion ciliaire. Cette branche reçoit ordinairement le nom de branche ophthalmique du trijumeau ; mais Marshall préfère avec raison l'appeler branche communicante entre la cinquième et la troisième paire (1).

Plus tard que ces deux branches s'en développe une troisième qui se porte en avant de la bouche et forme la branche maxillaire supérieure de l'adulte (fig. 287 B).

Parmi ces branches du trijumeau, la branche principale ou mandibulaire est évidemment comparable à la branche principale des nerfs crâniens postérieurs ; la branche ophthalmique superficielle correspond manifestement à la branche ophthalmique du facial, et la branche maxillaire supérieure est ordinairement considérée comme équivalente à celle des nerfs situés en arrière qui forme la branche antérieure de bifurcation au-dessus des fentes viscérales. L'analogie entre le trajet de cette dernière branche du trijumeau et celui de la branche palatine du facial, rapprochée du trajet également semblable des branches ophthalmiques des deux nerfs, conduit à penser qu'elle est peut-être réellement l'homologue de la branche palatine du facial, et que la branche antérieure typique des autres nerfs crâniens fait ici défaut.

Nerf de la troisième paire. — Ce que nous savons du développement du nerf de la troisième paire est dû tout entier à Marshall. Cet auteur a montré que, chez le Poulet, il naît de la crête neurale, sur la voûte du cerveau moyen et de chaque côté, une excroissance très semblable au rudi-

(1) Marshall pense que ce nerf pourrait être les restes de la commissure qui, originellement, réunissait les racines des nerfs de la troisième et de la cinquième paire. De nouvelles observations doivent contrôler cette hypothèse.

ment des nerfs crâniens postérieurs. Il considère ce bourgeon, dont je puis confirmer l'existence, comme le nerf de la troisième paire; mais bien que cette manière de voir soit probablement exacte, on ne doit pas oublier qu'on n'en a aucune preuve directe, le sort ultérieur de ce bourgeon n'ayant pas été suffisamment suivi.

A une période beaucoup plus tardive, on trouve un nerf qui *naît du plancher du cerveau moyen* et qui est sans aucun doute celui de la troisième paire; Marshall suppose que c'est le rudiment dont nous venons de parler, qui a éprouvé un déplacement. On le voit chez le *Scyllium* dans la figure 287 B, III. Quelques stades intermédiaires entre celui-ci et le premier état du nerf ont été incomplètement observés par Marshall.

Au stade représenté dans la figure 287 B, le nerf provient d'une racine pourvue d'un ganglion et « se dirige sous la forme d'un tronc long et grêle, presque horizontalement en arrière, en s'inclinant ensuite un peu en dehors pour atteindre l'intervalle compris entre les extrémités dorsales de la première et de la deuxième cavité céphalique, où il se renfle en un petit ganglion. » Comme l'a d'abord indiqué Schwalbe (n° 359) et comme Marshall l'a prouvé plus tard par l'embryologie, ce renflement est le ganglion ciliaire. Deux branches en proviennent : l'une continue le tronc principal du nerf et est évidemment l'homologue de la branche principale des autres nerfs crâniens; l'autre se porte directement en avant « sur le sommet de la première cavité céphalique, longe ensuite le côté interne de l'œil, et se termine enfin à l'extrémité antérieure de la tête immédiatement au-dessus de la fossette olfactive. »

Chez beaucoup de formes, la séparation partielle du ganglion ciliaire d'avec le tronc de l'oculo-moteur a conduit à supposer que le ganglion ciliaire appartient au trijumeau, manière de voir inexacte, réfutée par les recherches de Marshall et de Schwalbe. La branche anastomotique du trijumeau se continue souvent directement avec la branche antérieure de l'oculo-moteur, et les deux rameaux constituent probablement ensemble le nerf connu sous le nom de rameau ophthalmique profond (Marshall). De nouvelles recherches embryologiques montreront si ce nerf est l'homologue de la branche nasale de la cinquième paire chez les Mammifères.

Rapports des nerfs avec les cavités céphaliques. — Les nerfs crâniens dont le développement vient d'être décrit affectent certaines relations bien déterminées avec les formations mésoblastiques de la tête qui ont la nature de somites, et que l'on désigne sous le nom de cavités céphaliques. Typiquement, chaque nerf crânien est situé immédiatement en arrière de la cavité céphalique de son somite. Ainsi, la branche principale du trijumeau est en contact avec la paroi postérieure de la cavité mandibulaire, comme on le voit en coupe sur la figure 288, *V*, *2pp*, et en surface sur la figure 287; celle du nerf facial occupe une position semblable relativement à la cavité hyoïdienne, et, ainsi que Marshall l'a montré récemment, la branche principale de l'oculo-moteur confine au bord postérieur de la cavité la plus antérieure, que j'ai décrite sous le nom de cavité prémandibulaire. Par suite de la transformation précoce des parois des cavités céphaliques postérieures en muscles, leurs rapports avec les nerfs ne sont pas tout à fait aussi évidents que pour les cavités antérieures, bien qu'ils soient, autant que l'on sait, exactement les mêmes.

RACINES NERVEUSES ANTÉRIEURES DANS L'ENCÉPHALE.

Il m'a été impossible, dans le cours de mes recherches sur le développement des nerfs crâniens, de trouver des racines comparables aux racines antérieures des nerfs spinaux, et j'ai émis l'hypothèse [suggérée par l'absence, chez l'*Amphioxus*, de racines spinales antérieures (1)], que la différenciation entre la tête et le tronc était survenue à un stade où les racines postérieures, motrices et sensitives en même temps, existaient seules; j'ai supposé que les nerfs crâniens et les nerfs spinaux étaient issus *indépendamment* les uns des autres d'une forme fondamentale commune, et qu'il en était résulté des types de nerfs tellement différents, qu'on ne pouvait trouver, dans les nerfs crâniens, des racines exactement comparables aux racines antérieures des nerfs spinaux.

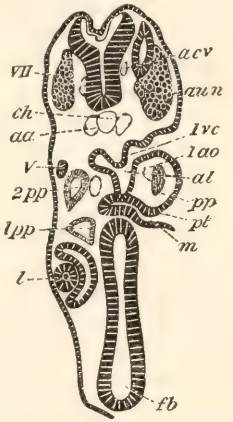


Fig. 288. — Coupe transversale de la partie antérieure de la tête d'un jeune embryon de *Pristiurus* (*).

Cette manière de voir proposée par moi, bien qu'elle ait été acceptée par Schwalbe (N° 357), n'a pas été reçue, d'autre part, avec beaucoup de faveur. D'après Wiedersheim, il est impossible d'admettre que les nerfs crâniens soient plus simples que les nerfs spinaux. Je n'ai jamais soutenu l'existence d'une telle simplicité, qu'on n'observe évidemment pas; j'ai seulement avancé que les nerfs crâniens, en acquérant ce caractère de complication qu'ils offrent chez l'adulte, ne développent pas de racines antérieures comparables à celles des nerfs spinaux. Marshall s'élève aussi avec force contre mes vues et, dans le but de les contrôler, il a fait quelques observations qui l'ont conduit à des résultats très intéressants, que j'exposerai d'abord, et sur lesquels j'exprimerai ensuite mon opinion.

L'observation la plus importante de Marshall sur ce sujet se rapporte au nerf de la sixième paire. Il a découvert, chez le Poulet, ainsi que chez le *Scyllium*, un nerf (dont le développement initial n'a malheureusement pas été observé) qui naît par une série de racines de la base du cerveau postérieur. En suivant ce nerf jusqu'au muscle droit externe de l'œil, il a pu l'identifier d'une manière assez satisfaisante avec le nerf de la sixième paire. « Ni dans le nerf ni dans les racines, il n'existe de cellules ganglionnaires. » Ce nerf est situé directement au-dessous des racines de la septième paire, et il ne devient visible que longtemps après les nerfs crâniens décrits ci-dessus.

(1) Schneider croit qu'il y a des racines antérieures chez l'*Amphioxus;* mais je n'ai pu me convaincre de leur existence.

(*) La coupe, par suite de la flexion crânienne, passe par le cerveau antérieur et le postérieur. Elle montre les cavités céphaliques prémandibulaire et mandibulaire *1pp* et *2pp*, etc.

fb, cerveau antérieur. — *l*, cristallin. — *m*, bouche. — *pt*, paroi supérieure de la bouche formant l'involution pituitaire. — *1ao*, arc aortique mandibulaire. — *1pp* et *2pp*, première et seconde cavités céphaliques. — *1vc*, première fente viscérale. — *V*, nerf de la cinquième paire. — *aun*, ganglion du nerf auditif. — *VII*, nerf de la septième paire. — *aa*, aorte dorsale. — *acv*, veine cardinale antérieure. — *ch*, notochorde.

Outre ce nerf, Marshall a trouvé à la fois dans le nerf de la troisième paire et dans celui de la cinquième, une série de racines dépourvues de ganglion qui naissent, suivant un mode encore assez obscur, beaucoup plus tard que les racines principales, et en avant de celles-ci. Ces racines se réunissent aux racines ganglionnaires à l'extrémité proximale du ganglion ou dans le ganglion lui-même (1), et, d'après Marshall, elles sont les homologues des racines antérieures des nerfs spinaux, tandis que l'oculo-moteur externe est une racine antérieure du facial.

Enfin, Marshall regarde comme étant les racines antérieures du nerf vague, certaines racines ventrales qui se montrent chez les Élasmobranches juste à la limite de la moelle épinière et de la moelle allongée, et qui constituent probablement le nerf hypoglosse des types supérieurs. Il est très difficile de se prononcer catégoriquement sur la nature de ces nerfs : mais pour des raisons exposées dans mon travail sur les Élasmobranches, je suis porté à les considérer comme des racines antérieures d'un ou de plusieurs nerfs spinaux.

Avant d'essayer de juger jusqu'à quel point sont fondées les vues de Marshall sur les racines dites antérieures des nerfs de la septième, de la cinquième et de la troisième paire, nous énoncerons, pour rendre la question plus claire, les caractères et les rapports des deux racines des nerfs spinaux.

La racine postérieure est : 1° toujours *exclusivement sensitive* ; 2° elle développe toujours un ganglion. La racine antérieure est : 1° toujours exclusivement motrice ; 2° elle se réunit toujours à la racine postérieure *au-dessous* du ganglion, excepté chez le *Petromyzon* (mais non chez la Myxine), où les deux racines sont regardées comme indépendantes.

Jusqu'à quel point les racines crâniennes antérieures et postérieures de Marshall offrent-elles respectivement ces caractères ?

Relativement aux nerfs de la sixième et de la septième paire, Marshall s'exprime ainsi : « Nous devons considérer le sixième nerf comme ayant, avec le septième, les mêmes rapports que ceux d'une racine antérieure d'un nerf spinal avec la racine postérieure. » Sur ce point je ferai remarquer : 1° que la racine postérieure de ce nerf est un nerf mixte, sensitif et moteur, et diffère, par conséquent, en un point essentiel de celle d'un nerf spinal ; 2° que le sixième nerf, bien qu'il ressemble à la racine antérieure d'un nerf spinal en ce qu'il est moteur et dépourvu de ganglion, s'écarte cependant de la disposition presque générale des nerfs spinaux en ne s'unissant pas avec le septième.

A l'égard du trijumeau, on doit remarquer qu'il n'est nullement certain que toutes ses fibres motrices proviennent des racines dites antérieures, et qu'ensuite ces racines diffèrent de la manière la plus nette des racines antérieures des nerfs spinaux en se réunissant à la racine principale du nerf *au-dessus* du ganglion (plus près de l'encéphale), et non *au-dessous*, comme dans ces nerfs. La racine ganglionnaire du troisième nerf est exclusivement motrice (2), et ses racines dites antérieures diffèrent de la même ma-

(1) On ne doit pas confondre ces racines non ganglionnaires du trijumeau avec la racine motrice de ce nerf dans les types supérieurs. Elles semblent former, chez l'adulte, la racine antérieure d'où naît le rameau ophthalmique.

(2) Si l'opinion de Marshall concernant le rameau ophthalmique profond (p. 424) est exacte, le nerf de la troisième paire doit encore être, comme il l'était sans doute primitivement, un nerf mixte, moteur et sensitif.

nière que celles du trijumeau des racines antérieures des nerfs spinaux.

Quant aux nerfs glosso-pharyngien et vague, je ferai simplement remarquer qu'aucune racine antérieure n'a encore été attribuée au premier, et que les racines postérieures de ces deux nerfs renferment un mélange de fibres sensitives et motrices.

Eu égard à ces faits, ma première hypothèse me semble confirmée par les observations de Marshall.

Le fait que toutes les racines postérieures des nerfs crâniens dont il a été parlé plus haut (excepté le nerf de la troisième paire, qui peut être exclusivement moteur) sont motrices et sensitives, ou mixtes, me semble démontrer que le point de départ de leur différenciation a été un nerf mixte à racine dorsale unique, et que par conséquent elles ne résultent pas d'une différenciation de nerfs disposés sur le même type que les nerfs spinaux et pourvus d'une racine dorsale sensitive et d'une ventrale motrice. La présence de racines dépourvues de ganglion, telles que celles des nerfs de la troisième et de la cinquième paire, n'est pas un obstacle à cette manière de voir. Les nerfs crâniens étant plus hautement différenciés que les nerfs spinaux et ayant à remplir des fonctions plus complexes, il serait étonnant qu'il ne s'y soit pas développé des racines non ganglionnaires, *analogues* aux racines antérieures des nerfs spinaux, mais qui n'en sont pas nécessairement les *homologues* (1).

En ce qui concerne le nerf de la sixième paire, de nouvelles recherches embryologiques sont nécessaires avant que l'on puisse lui assigner sa véritable position dans la série; mais il me semble très probable qu'il résulte d'une différenciation du facial.

Nerf pathétique. — Le nerf de la quatrième paire n'a encore été l'objet d'aucune recherche embryologique. Il se peut qu'il soit un nerf segmentaire comparable à celui de la troisième paire, et que le muscle oblique supérieur de l'œil soit l'unique reste encore présent du segment auquel il appartient. S'il en est ainsi, il doit y avoir eu deux segments prémandibulaires, l'un appartenant au nerf de la troisième paire, l'autre à celui de la quatrième. Contre cette manière de voir s'élève le fait, présenté avec beaucoup de force par Marshall, que le muscle oblique supérieur est situé en avant des autres muscles de l'œil, et que par conséquent, pour se rendre à sa destination, le nerf pathétique doit croiser l'oculo-moteur commun.

Nerf olfactif. — J'ai fait voir, dans ma monographie des Élasmobranches, que le nerf olfactif bourgeonne de l'encéphale de la même manière que les autres nerfs, et Marshall (N° 355), à qui nous sommes redevables de la plus grande partie de ce que nous savons sur le développement de ce nerf, a démontré qu'il se forme avant la différenciation des lobes olfactifs.

Les premiers stades du développement n'en ont pas encore été observés. Ainsi que nous l'avons dit plus haut, Marshall a trouvé, chez le Poulet, que la crête neurale se continue en avant des vésicules optiques et, *a priori*, il re-

(1) Dans les types supérieurs, comme on le sait, les racines du trijumeau sont disposées sur le même plan que celles des nerfs spinaux. Le fait qu'il n'en est pas ainsi dans les types inférieurs, ni chez l'embryon, ni chez l'adulte, indique clairement, à mon avis, que chez les Mammifères la disposition des racines du trijumeau a été acquise secondairement, et ce fait confirme de la manière la plus frappante mes vues sur les différences entre les nerfs crâniens et les nerfs spinaux.

garde ce fait comme une preuve concluante en faveur de l'hypothèse que ce nerf en émane. Mais, comme je l'ai dit ci-dessus dans la note de la page 420, je ne puis accepter sans de nouvelles preuves les données de Marshall sur ce point. En tout cas, Marshall n'a encore pu retrouver de nerf olfactif que longtemps après la disparition de la crête neurale. Au stade suivant, le nerf olfactif consiste en une excroissance composée de cellules fusiformes qui naît, de chaque côté, près de l'arête dorsale du cerveau antérieur ; et après cinquante heures d'incubation, il se termine à côté d'un léger épaississement de l'epiblaste, qui constitue le premier rudiment de la fossette olfactive, aux parois de laquelle il ne tarde pas à s'unir.

L'extension des hémisphères cérébraux détermine un déplacement relatif de son point d'insertion au cerveau, et après le développement des lobes

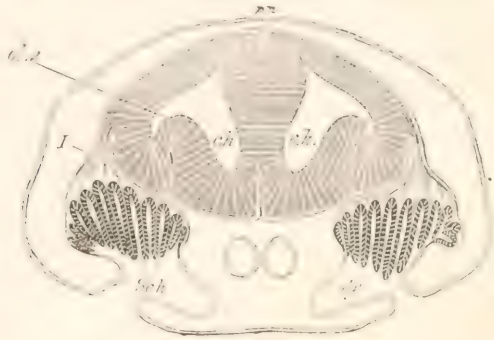


Fig. 389. — Coupe du cerveau et de l'organe olfactif d'un embryon de *Scyllium* (modifiée d'après les figures de Marshall et les miennes) (*).

olfactifs (Voyez p. 409), il naît de ceux-ci (fig. 389). On observe près de sa racine, chez les Elasmobranches, un développement abondant de cellules ganglionnaires. D'après les figures de Marshall, ces cellules semblent exister également chez le Poulet, mais elles ne paraissent pas avoir été rencontrées chez d'autres formes. Les nerfs olfactifs sont d'abord extrêmement courts à la fois chez les Téléostéens et les Amphibiens.

Marshall regarde le nerf olfactif comme un nerf segmentaire équivalent à ceux des troisième, cinquième, septième, etc., paires. Il a déjà été dit qu'à mon avis, l'origine du nerf olfactif au cerveau antérieur, origine que je crois être le ganglion du lobe préoral, est opposée à cette manière de voir. Le simple fait que ce nerf naît sous la forme d'une excroissance du système nerveux central ne prouve rien en faveur de l'opinion de Marshall sur sa nature ; et même si l'assertion de cet auteur, qu'il naît de la crête neurale, venait à être confirmée, ce fait n'en prouverait pas la nature segmentaire, par la raison que son origine à cette crête semblerait simplement impliquer, comme on le verra dans le paragraphe suivant, qu'il naissait primitivement des bords latéraux de la lame nerveuse dont s'est formé le tube cérébro-spinal.

(*) [illegible] hémisphères cérébraux. — *olf.*, vésicule olfactive. — *olf.* fossette olfactive. — *Sch.* replis de [illegible] — *I* nerf olfactif. La ligne indicatrice a été par erreur prolongée jusqu'au cerveau. — [illegible] pineale.

Situation des racines dorsales des nerfs crâniens et des nerfs spinaux. — La raison probable de l'origine des nerfs à la crête neurale a déjà été indiquée brièvement à la page 296. C'est que la crête neurale représente les bords latéraux originels de la lame médullaire, et que dans le reploiement mécanique de cette lame pour constituer le tube cérébro-spinal, ses deux bords latéraux se sont rapprochés sur la ligne médiane dorsale, et ont formé la crête neurale. Je ne puis expliquer le déplacement subséquent des nerfs, et la signification de la commissure longitudinale provisoire qui les réunit est également inconnue. Le reploiement de la lame neurale doit s'être étendu jusqu'à la région où naissent les nerfs olfactifs, de sorte que, comme il vient d'être dit, il ne résulterait, du fait de leur origine à la crête neurale, aucune probabilité particulière que ces nerfs dussent être rangés dans la même catégorie que les autres nerfs dorsaux.

(351) F. M. Balfour. On the development of the spinal nerves in Elasmobranch Fishes. *Philosophical Transactions*, vol. CLXVI. 1876 ; Voy. aussi, *A monograph on the development of Elasmobranch Fishes*. London, 1878, pp. 191,-216.

(352) W. His. Ueb. d. Anfange d. peripherischen Nervensystem. *Archiv f. Anat. u. Physiol.*, 1879.

(353) A. M. Marshall. On the early stages of development of the nerves in Birds. *Journal of Anat. and Phys.*, vol. XI, 1877.

(354) A. M. Marshall. The development of the cranial nerves in the Chick. *Quart. J. of Micr. Science*, vol. XVIII. 1878.

(355) A. M. Marshall. The morphology of the vertebrate olfactory organ. *Quart. J. of Micr. Science*, vol. XIX. 1879.

(356) A. M. Marshall. On the head-cavities and associated nerves in Elasmobranchs. *Quart. J. of Micr. Science*, vol. XXI, 1881.

(357) C. Schwalbe. Das Ganglion oculomotorii. *Jenaische Zeitschrift*, vol. XIII. 1879.

Système nerveux grand sympathique.

La découverte que les nerfs spinaux et les nerfs crâniens ainsi que leurs ganglions dérivent de l'épiblaste a été bien vite étendue au système nerveux grand sympathique, dont on a reconnu dès son apparition les connexions avec ces nerfs. Les premières observations sur ce sujet sont celles que j'ai consignées dans ma *Monograph on Elasmobranch Fishes* (p.173), tandis que Schenk et Birdsell (N° 361) arrivaient plus tard aux mêmes résultats pour les Oiseaux et les Mammifères.

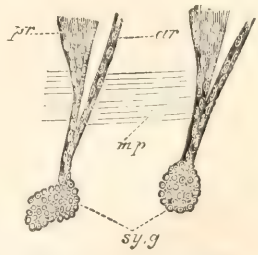


Fig. 290. — Coupe verticale longitudinale d'une portion de la paroi du corps d'un embryon d'Élasmobranche, montrant une partie de deux nerfs spinaux et les ganglions sympathiques qui en dependent (*).

Dans mon exposé du développement de ces ganglions, il est dit qu'ils apparaissent d'abord comme de petites masses situées à l'extrémité de courtes branches des nerfs spinaux (fig. 291 *sy.g*). Des recherches plus récentes m'ont fait voir que les

(*) *ar*, racine antérieure. — *pr*, racine postérieure. — *sy.g*, ganglion sympathique — *mp*, portion de la lame musculaire.

ganglions du grand sympathique consistent d'abord en de simples renflements des branches principales des nerfs spinaux, un peu au-des-

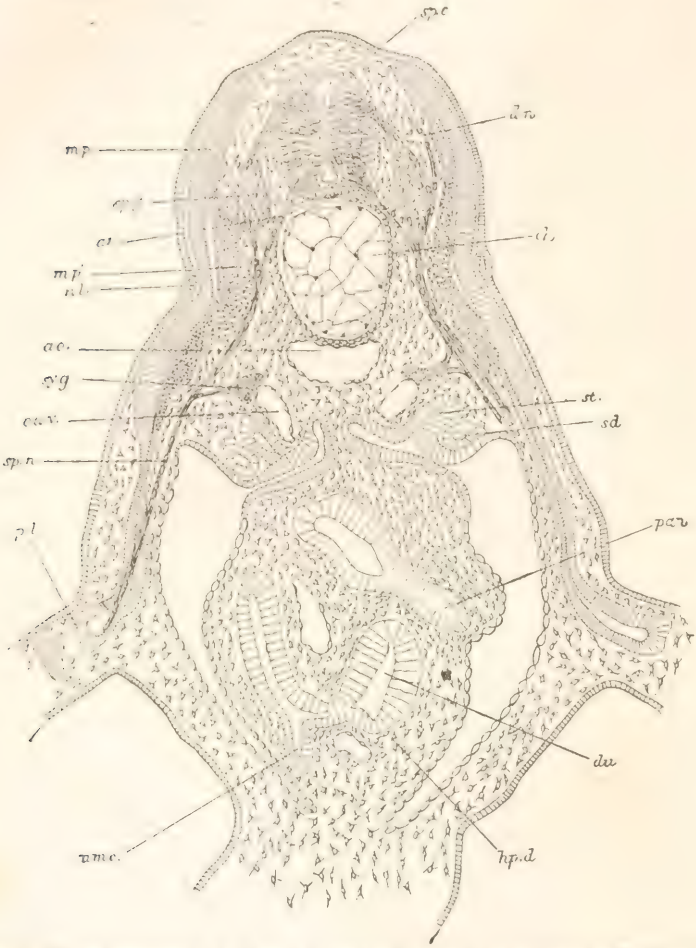


Fig. 291. — Coupe transversale de la partie antérieure du tronc d'un embryon de *Scyllium* un peu plus âgé que celui de la figure 36 B (*).

sous de leurs ganglions. La figure 290 *sy.g*, bien qu'elle corresponde à un stade plus avancé, en fera comprendre la disposition. Dans la suite,

(*) Cette coupe est diagrammatique en ce que les racines nerveuses antérieures ont été figurées sur toute leur longueur tandis qu'en fait elles s'unissent à la moelle épinière au milieu de l'intervalle qui sépare deux racines postérieures.

sp.c, moelle épinière. — *sy.g*, ganglion d'une racine postérieure. — *ar*, racine antérieure. — *dn*, nerf dirigé du côté dorsal, provenant de la racine postérieure. — *mp*, lame musculaire. — *mp'*, portion de cette lame déjà transformée en muscles. — *mp.l*, portion de la même lame dont naissent les muscles des membres. — *nl*, nerf latéral. — *ao*, aorte. — *ch*, notochorde. — *sy.g*, ganglion sympathique. — *cav*, veine cardinale. — *sp.n*, nerf spinal. — *sl*, canal segmentaire (uretère primitif). — *st*, tube segmentaire. — *du*, duodénum. — *an*, pancréas. — *hp.d*, point où le canal choledoque s'ouvre dans le duodénum. — *vmc*, canal vitelin.

les ganglions du sympathique s'éloignent du tronc principal de leurs nerfs respectifs, tout en restant unis à ce tronc par un court rameau (fig. 291 *sy.g*). Je n'ai pu découvrir de commissure longitudinale les réunissant dès les premiers stades, et je présume qu'ils sont tout d'abord indépendants et qu'ils ne s'unissent que plus tard de chaque côté en un cordon continu.

Les observations de Schenk et Birdsell sur les Mammifères semblent indiquer que les parties principales du système grand sympathique naissent en continuité avec les ganglions spinaux postérieurs; elles montrent également qu'au cou et dans les autres régions, les cordons de ce système apparaissent à l'état de chaîne ganglionnaire continue. Toutefois, les observations sur les particularités topographiques qu'offre, dans les types supérieurs, le développement du grand sympathique, sont jusqu'à présent très incomplètes.

La destinée ultérieure des ganglions du grand sympathique est étroitement liée à celle des corps dits surrénaux, dont nous traiterons dans un autre chapitre.

(360) F. M. Balfour. *Monograph on the development of Elasmobranch Fishes.* London, 1878, p. 173.

(361) S. L. Schenk and W. R. Birdsell. Ueb. d. Lehre von d. Entwicklung d. Ganglien d. Sympatheticus. *Mittheil. a. d. embryologischen Instit. Wien.* Heft III. 1879.

CHAPITRE XVI

ORGANES DE LA VISION

Dans les formes les plus inférieures du monde animal, toute la surface du corps est sensible à la lumière, et des organes de vision apparurent sans doute au début sous forme d'aires limitées, douées d'une sensibilité spéciale pour la lumière et associées à des dépôts de pigment. Des formations lenticulaires, consistant en un épaississement de la cuticule ou en une masse celullaire, se sont formées dans la suite ; toutefois, leur fonction n'a pas été tout d'abord de projeter une image des objets extérieurs sur la partie impressionnable de l'œil, mais d'y concentrer la lumière. Il est facile de passer par une série de degrés, de cette forme simple d'organe visuel à un œil susceptible de vision proprement dite.

Il n'y a qu'un petit nombre de groupes de Métazoaires qui manquent d'organes optiques plus ou moins compliqués.

Dans un grand nombre de cas, ces organes sont situés à la partie antérieure de la tête et innervés par les premiers ganglions ; et il est possible que beaucoup d'yeux ainsi placés soient des modifications d'un prototype commun. Dans d'autres cas, des organes de vision se rencontrent en diverses régions du corps, et il est évident que de tels yeux se sont développés dans chaque cas d'une manière indépendante.

Les éléments impressionnables de l'œil semblent être invariablement des cellules dont une extrémité se continue par un nerf, tandis que l'autre se termine dans une formation cuticulaire ou portion durcie de la cellule, qui forme ce que l'on nomme bâtonnet ou cône.

La présence de tels éléments dans des yeux dissemblables n'est donc pas une preuve de rapports génétiques entre ces yeux, mais seulement de la similitude de la fonction.

Les données embryologiques relatives au développement de l'œil ne concernent que les Arthropodes, les Mollusques et les Chordata. Combinées avec la structure de l'œil adulte, ces données permettent de montrer qu'il existe deux types de développement de cet organe. Dans l'un, les éléments impressionnables de l'œil dérivent du système nerveux central, dans l'autre, de l'épiderme. Les yeux qui se rapportent au premier peuvent être appelés yeux cérébraux. Il est pro-

bable, cependant, que cette distinction n'est pas, au moins dans tous les cas, aussi fondamentale qu'on pourrait le supposer, et que, dans les deux types de développement, l'œil a pu tirer son origine de l'épiderme. Dans les yeux où la rétine est en continuité avec le système nerveux central, ces deux organes se sont sans doute développés simultanément comme des différenciations de l'épiderme et continuent à suivre un développement parallèle dans l'ontogénie de l'œil.

Quelques yeux dans lesquels la rétine a une origine épidermique se sont formés probablement en même temps qu'une partie du système nerveux central, tandis que dans d'autres cas ils se sont développés plus tard, après la constitution complète de ce système.

Cœlentérés. — C'est chez les Hydrozoaires que se voit le mieux l'évolution réelle de l'œil. Les types les plus simples se rencontrent chez les *Oceania* et les *Lizzia* (1). Chez les *Lizzia*, l'œil est situé à la base d'un tentacule et se compose (fig. 292) d'un cristallin (*i*) et d'un bulbe percepteur (*p*). Le cristallin est un simple épaississement de la cuticule, tandis que le bulbe est formé de trois sortes d'éléments : 1° de cellules pigmentaires ; 2° de cellules sensorielles qui constituent les véritables éléments rétiniens et qui consistent en un renflement central pourvu d'un noyau, d'un prolongement périphérique représentant un bâtonnet à peine différencié et d'un prolongement centripète en continuité avec 3° des cellules ganglionnaires situées à la base de l'œil. Il y a dans cet œil un commencement de différenciation d'un ganglion aussi bien que d'une rétine.

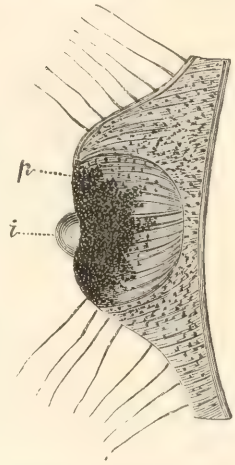


Fig. 292. — Œil de *Lizzia Köllikeri* (emprunté à Lankester, d'après O. e R. Hertwig) (*).

L'œil des *Oceania* est plus simple que celui des *Lizzia* en ce qu'il manque de cristallin. Claus a montré que chez les *Charybdea*, parmi les Acraspèdes, il existe un œil plus hautement différencié, pourvu d'un cristallin composé de cellules comme chez les Vertébrés.

Mollusques. — Chez un grand nombre de Mollusques odontophores, il existe sur la face dorsale de la tête des yeux innervés par les ganglions sus-œsophagiens. Ces yeux offrent des degrés très divers de complexité ; mais leur structure et leur développement montrent que ce sont des modifications d'un prototype commun.

Le type le plus simple se rencontre chez le Nautile, et bien qu'on ne doive pas oublier la possibilité que cet œil soit dégénéré, il est en

(1) O. et R. Hertwig, *Das Nervensystem u. Sinnesorgane d. Medusen.* Leipzig, 1878.

(*) *i*, cristallin. — *p*, partie impressionnable de l'œil.

même temps très intéressant de remarquer (Hensen) qu'il conserve d'une manière permanente la première structure embryonnaire de l'œil des autres groupes.

Cet œil a (fig. 293 A) la forme d'une vésicule offrant sur sa paroi externe un petit orifice qui en met la cavité en communication libre avec l'extérieur. Les cellules qui tapissent la paroi postérieure de la vésicule forment une rétine (*R*) et sont en continuité avec les fibres du nerf optique (*N. op*). On ne sait rien du développement de cet œil.

Chez les Gastéropodes, l'œil (fig. 293 B) a la forme d'une vésicule close : les cellules qui en tapissent la face interne forment la rétine,

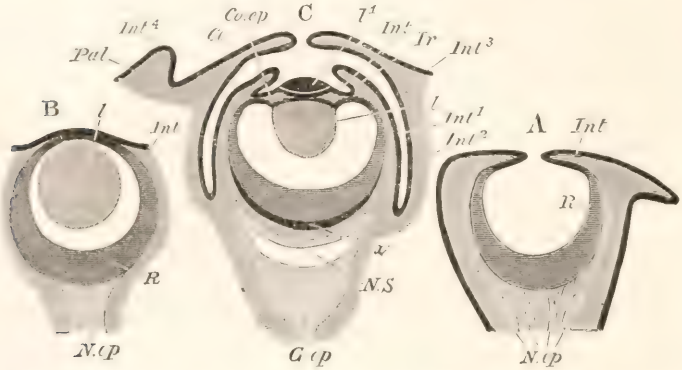


Fig. 293. — Trois coupes diagrammatiques d'yeux de Mollusques (d'après Grenacher [1]).

tandis que sa paroi externe constitue la cornée. Dans sa cavité est une lentille cuticulaire contiguë à cette dernière. Cet œil naît de l'ectoderme dans le champ du voile, à côté des ganglions sus-œsophagiens, ordinairement à la base des tentacules. Il résulte, d'après Rabl (Vol. I, n° 268), d'une invagination dont l'orifice ne tarde pas à se fermer ; mais selon Bobretzky (vol. I, n° 242) et Fol, il dérive d'un épaississement épiblastique qui, en s'isolant, prend la forme d'une vésicule. Il est très probable que ces deux types de développement existent, le second étant sans doute abrégé. De quelque manière que se forme la vésicule, elle acquiert bientôt un revêtement de pigment, excepté sur un petit espace de sa paroi externe, là où le cristallin se développe comme un petit corps saillant dans la cavité de la vésicule. Ce dernier semble commencer par un dépôt cuticulaire et s'accroître par addition de couches concentriques. La paroi interne de la vésicule devient la rétine.

[1] A, Nautile. — B, Gastéropode (*Limax* ou *Helix*). — C, Céphalopode dibranchial. — *Pal*, paupière. — *Co.ep*, cornée. — *Ci.ep*, épithélium du corps cilaire. — *Ir*, iris. — *Int*, *Int*¹... *Int*⁴, — différences portant le segment. — *l*, cristallin. — *P*, segment externe du cristallin. — *R*, rétine. — *x*, [illegible] — *G.op*, ganglion optique. — *x*, couche interne de la rétine. — *NS*, couche nerveuse de la rétine.

L'œil de Mollusque le plus hautement différencié est celui des Céphalopodes dibranchiaux, dont l'organisation est effectivement plus élevée que chez tout autre Invertébré.

Une courte description de sa structure chez l'adulte (1) rendra peut-être plus claire celle de son développement. Les particularités les plus importantes de cet œil se voient sur la figure 293 C. La couche externe du bulbe oculaire forme une sorte de capsule que l'on peut appeler sclérotique. En arrière, la sclérotique se fixe sur l'orbite cartilagineuse qui entoure le ganglion optique (*G. op*); en avant, elle devient transparente et forme la cornée *Co*, qui peut être ou complètement fermée, ou (comme elle est représentée dans le diagramme) percée d'un orifice plus ou moins grand. Derrière la cornée est la chambre antérieure de l'œil, qui se prolonge en arrière sur les côtés tout autour d'une grande partie de la circonférence de l'organe et sépare la sclérotique d'une couche située en dedans.

Dans la chambre antérieure de l'œil se trouvent la partie antérieure du cristallin (l^1) et les replis de l'iris (*Ir*). A l'exception de la partie qui correspond au cristallin, elle est tout entière tapissée par l'épiderme (*Int* 1 et *Int* 2). Une couche appelée choroïde (*Int* 1) en limite la paroi interne et se continue en avant dans les replis de l'iris (*Ir*). La zone la plus superficielle de la choroïde est l'épithélium déjà signalé ; ensuite vient une couche formée de lames disposées obliquement, la couche argentine externe (*argentea externa*), puis une couche musculaire et enfin la couche argentine interne (*argentea interna*). Celle-ci s'insère sur une capsule cartilagineuse qui entoure complètement la portion profonde de l'œil.

Le cristallin est un corps à peu près sphérique, composé de lamelles concentriques d'une substance dépourvue de structure. Il est formé de deux segments, l'un externe (l^1) petit, l'autre interne (l) volumineux, séparés par une mince membrane, et il est soutenu par une saillie particulière de la paroi de la coupe optique, le corps ciliaire (*Co. ep*), qui s'insère à la base de l'iris et qui est dû principalement à un prolongement de la rétine. Toutefois, ce corps est de nature musculaire et présente sur ses faces externe et interne une série de replis qui sont surtout développés sur la dernière.

La membrane qui divise le cristallin en deux parties est continue avec le corps ciliaire. En dedans du cristallin est la chambre interne de l'œil, limitée en avant par le cristallin et le corps ciliaire, en arrière par la rétine.

Celle-ci se compose de deux feuillets principaux, un antérieur contigu à la chambre interne de l'œil, et un postérieur (*N. S*) adjacent au cartilage choroïdien. Une membrane les sépare. En allant de dedans en dehors, on peut distinguer dans la rétine les couches suivantes :

1° Une membrane homogène ;
2° Une couche de bâtonnets ;
3° Une couche de granules entourés de pigment ; } feuillet antérieur de la rétine.

4° Une couche cellulaire ;
5° Une couche de tissu conjonctif ;
6° Une couche de fibres nerveuses. } feuillet postérieur de la rétine.

(1) Voyez Hensen, *Zeit. f. wiss. Zool.*, vol. XV.

Sur le côté du ganglion optique est un corps particulier connu sous le nom de corps blanc (non représenté dans la figure), qui offre les caractères histologiques du tissu glandulaire.

La première description satisfaisante du développement de l'œil des Céphalopodes est due à Lankester (n° 365). Grenacher (n° 363), de son côté, en avait aussi observé les particularités les plus importantes, et Bobretzky en avait donné dans son mémoire (n° 362) de très belles figures. L'œil apparaît d'abord comme une fossette ovale de l'épiblaste, limitée par un rebord saillant (fig. 294, A). Bientôt la couche épiblastique qui revêt le fond de la fossette s'épaissit considérablement. Par l'extension de ses bords en dedans, l'orifice de la fossette se retrécit peu à peu (fig. 294, B) et

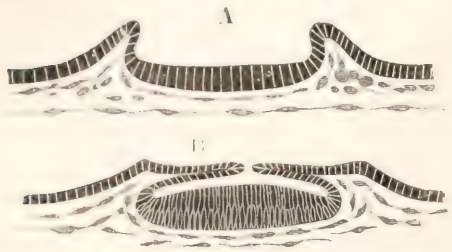


Fig. 294. — Deux coupes de l'œil d'un Céphalopode en voie de développement, pour montrer la formation de la fossette optique (d'après Lankester).

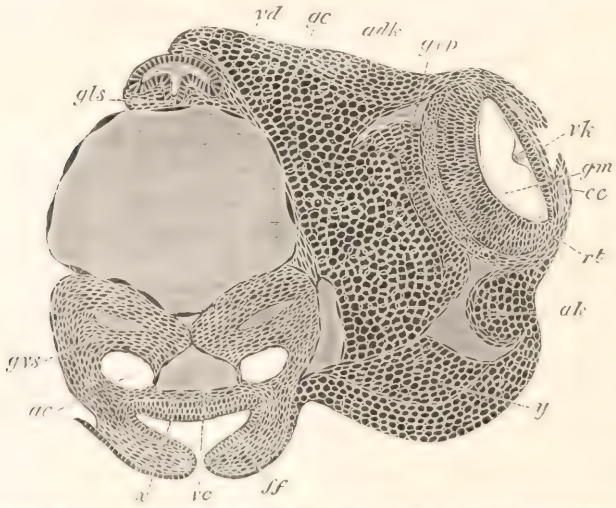


Fig. 295. — Coupe transversale de la tête d'un embryon avancé de Cadmar (d'après Bobretzky) (*).

ressemble à ce stade à l'œil de Nautile : enfin il se ferme complètement. Il en résulte un sac aplati doublé par l'épiblaste, et qu'on peut

(*) [illegible] — *gls*, glandes salivaires. — *gvs*, ganglion viscéral. — *gc*, ganglion cérébral. — [illegible] ganglion optique. — *adk*, cartilage optique. — *ak* et *gs*, cartilage latéral ou (?) corps blanc. — [illegible] — *gm*, membrane limitante. — *vk*, région ciliaire de l'œil. — *cc*, iris. — *ac*, sac auditif. — [illegible] que le tube [illegible] n'est pas représenté. — *vc*, veine-cave. — *lf*, replis de l'entonnoir. — [illegible] de l'entonnoir.

appeler la vésicule optique primaire. Dans la suite, sa cavité devient la chambre interne de l'œil. La paroi antérieure du sac est doublée par une couche de cellules beaucoup moins columnaires que la postérieure; de la première dérive l'épithélium de la face interne des procès ciliaires, de la seconde, la rétine.

La cavité du sac s'agrandit rapidement et devient sphérique, en même temps qu'une couche de mésoblaste se développe entre les parois du sac et l'épiblaste externe. Bientôt apparaissent presque simultanément deux nouvelles formations (fig. 295) qui, dans l'œil adulte, deviennent l'iris (*cc*) et le segment postérieur du cristallin. L'iris apparaît comme un repli circulaire de la peau en avant de la vésicule optique. Il est formé à la fois d'épiblaste et de mésoblaste et donne naissance à une fossette doublée par l'épiblaste. Le segment postérieur du cristallin naît à l'état de corps dépourvu de structure et en forme de bâtonnet, que la figure 295 représente comme suspendu à la face interne de la paroi antérieure de la vésicule optique. Son mode exact de formation, qui offre encore quelque obscurité, a été décrit par Lankester de la manière suivante (1) : « Il se forme entièrement dans la chambre optique primitive, et tout d'abord il est suspendu comme un court bâtonnet cylindrique au centre de la paroi antérieure de cette chambre, c'est-à-dire au point où celle-ci achève de se fermer. Il s'accroît ensuite par le dépôt, sur ce cône, de couches concentriques d'une substance cornée. Il ne paraît pas que des cellules contribuent directement à ce dépôt, qu'on doit considérer comme une concrétion organique formée aux dépens du liquide contenu dans la chambre optique primitive. »

Le cristallin semble donc une formation cuticulaire. Il prend peu à peu une forme presque sphérique, et il se compose alors de couches concentriques (fig. 296 *hl*).

Pendant qu'il se constitue, l'épithélium ciliaire de la vésicule optique se divise en deux couches, une externe à grosses cellules et une interne à cellules petites. Ces deux couches se continuent d'abord par la paroi antérieure de la chambre optique en avant du cristallin; mais elles ne tardent pas à être reléguées sur les côtés (fig. 296 A, *cc* et *gz*). D'après Lankester, les muscles que l'on rencontre chez l'adulte dérivent de la couche interne. Les cellules mésoblastiques disparaissent aussi de la région située en avant du cristallin, et l'épithélium externe se transforme en une sorte de membrane cuticulaire. Par suite de ces modifications, les couches originelles de cellules en avant du cristallin se trouvent ramenées à de simples membranes, résultat qui semble préparer l'apparition du segment antérieur du cristallin. Le développement de ce dernier n'a encore été complètement suivi

(1) Lankester, *Developm. of Cephalopoda* (*Quart. Journ. of micr. Science.* 1875, p. 44).

que par Bobretzky, dont les figures semblent indiquer qu'il se forme comme un dépôt cuticulaire en avant de la membrane déjà mentionnée (fig. 296 B, *cl*). En tout cas, les deux segments du cristallin paraissent être séparés par une membrane en continuité avec la région ciliaire de la vésicule optique.

Grenacher croit que le segment antérieur du cristallin naît dans une dépression en forme de poche de la couche épiblastique étendue sur la face externe de la coupe optique ; mais suivant Lankester, le cristallin « s'ouvre un passage à travers la zone antérieure moyenne de la chambre optique primitive et fait saillie dans la seconde chambre, ou chambre optique antérieure, où s'appliquent étroitement sur lui les replis de l'iris. »

Pendant que le cristallin arrive à son complet développement, il apparaît, autour de la circonférence de l'œil, un nouveau repli qui s'étend peu à peu en dedans de manière à former une chambre à l'extérieur des parties qui existaient déjà : c'est la chambre optique antérieure de l'adulte. Chez la plupart des Céphalopodes (fig. 293 *c*), les bords de ce repli ne s'affrontent pas complètement, mais laissent entre eux un orifice de grandeur variable, qui conduit dans la chambre où sont contenus l'iris, le segment externe du cristallin, etc. Chez quelques formes cependant, ils se rencontrent, s'unissent et interceptent ainsi toute communication entre cette chambre et l'extérieur. La marge du repli constitue la cornée, tandis que le reste donne naissance à la sclérotique.

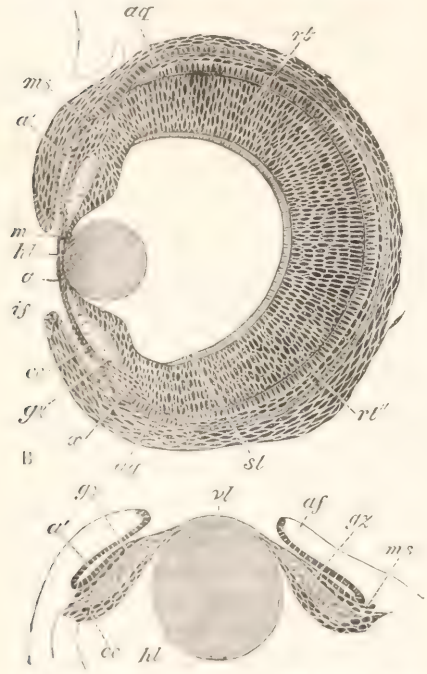


Fig. 296. — Coupes de l'œil du Calmar en voie de développement à deux stades différents (d'après Bobretzky) (*).

La rétine consiste d'abord en une épaisse couche de nombreuses assises de cellules ovales (fig. 295). Lorsque la formation du segment

(*) *hl*, segment interne du cristallin. — *vl*, segment externe du cristallin. — *a* et *a'*, épithélium tapissant la chambre oculaire antérieure. — *gs*, grosses cellules épiblastiques du corps ciliaire. — *cc*, petites cellules épiblastiques du corps ciliaire. — *ms*, couche de mésoblaste intermédiaire aux deux lames épiblastiques du corps ciliaire. — *af* et *if*, replis de l'iris. — *rt*, rétine. — *rt''*, couche interne de la rétine. — *if*, lattes. — *aq*, cartilage équatorial.

interne du cristallin est près de s'achever, du pigment se dépose dans la partie antérieure de la rétine et une couche de bâtonnets se développe sur la face tournée vers la cavité de la vésicule optique (fig. 296 A, *st*). A un stade un peu plus avancé, la rétine se divise en deux lames (Bobretzky), une antérieure plus épaisse et une postérieure plus mince (fig. 296, *rt* et *rt''*). La première est formée de deux strates : 1° les bâtonnets; 2° une strate contenant de nombreuses assises de noyaux et qui devient chez l'adulte la couche granuleuse avec son pigment. La lame postérieure donne naissance à la partie cellulaire du feuillet postérieur de la rétine, tandis que des couches de tissu conjonctif qui l'entourent provient le tissu conjonctif de cette portion de la rétine (couche 5 du schéma, p. 435). La couche nerveuse dérive du ganglion optique, qui se fixe sur la face interne de la couche conjonctive.

La plus grande partie de la choroïde dérive du mésoblaste adjacent à la rétine; mais l'épithélium qui en recouvre la face externe a une origine épiblastique.

Il serait difficile de décider, d'après les phénomènes du développement, si, chez les Mollusques dont nous avons parlé jusqu'ici, l'œil s'est développé au début parallèlement aux ganglions sus-œsophagiens, ou d'une manière indépendante à une époque ultérieure. *A priori*, j'inclinerais à adopter la première manière de voir.

A côté des yeux mentionnés plus haut, on en rencontre d'extrêmement compliqués et disposés sur un type très différent dans deux groupes de Mollusques fort éloignés l'un de l'autre, savoir, dans certaines espèces d'un genre de Gastéropodes nus (*Onchidium*) et chez certains Lamellibranches. Bien que ces yeux se soient sans doute développés d'une manière indépendante, ils offrent en certains points une concordance remarquable. Dans ces deux sortes d'yeux, les bâtonnets de la rétine sont tournés *à l'opposé de sa surface*, et les fibres nerveuses sont situées, comme dans l'œil des Vertébrés, *sur la face de la rétine qui regarde en dehors*.

Étudiés par Semper (1), les yeux spéciaux de l'Onchidie sont distribués sur la surface dorsale de l'animal, en même temps que les yeux normaux occupent sur la tête leur situation habituelle. Les premiers sont formés d'une cornée, d'un cristallin composé de 1-7 cellules, et d'une rétine entourée de pigment. Le centre de la rétine est perforé par un nerf optique et les éléments rétiniens offrent la position inverse signalée plus haut.

Le développement de ces yeux a été assez imparfaitement observé chez l'adulte, où ils se renouvellent continuellement. Ils se forment par différenciation de l'épiderme au sommet d'une papille. Quelques cellules glandulaires apparaissent d'abord dans l'épiderme au point où un œil doit se développer. Ensuite se forme, par un nouveau processus de développement, une masse irrégulière de cellules épidermiques qui rejette sur le côté les cellules glan-

(1) Semper, *Ueber Sehorgane von Typus d. Wirbelthieraugen*, etc. Wiesbaden, 1877 et (*Archiv für mikr. Anat.*, vol. XIV, p. 118-122).

dulaires et constitue le rudiment de l'œil. Cette masse s'entoure de pigment, s'unit au nerf optique, et ses cellules se différencient *in situ* en les divers éléments de l'œil. Semper n'a donné aucune explication de la position inverse des bâtonnets, et son exposé du développement n'en suggère aucune. Comme il l'a indiqué, ces yeux sont sans doute des modifications de l'épithélium sensoriel des papilles.

Situés sur de courts pédoncules au bord du manteau, les yeux de *Pecten* et de Spondyle (1) sont probablement des modifications des prolongements tentaculaires de ce bord. Ils sont pourvus d'une cornée, d'un cristallin cellulaire, d'une chambre à humeur vitrée et d'une rétine. Les éléments rétiniens sont inverses et le nerf optique pénètre dans l'œil sur le côté ; mais il occupe par rapport à ses fibrilles terminales la même situation relative que ce nerf dans l'œil des Vertébrés. Malheureusement, le développement de ces yeux n'a pas encore été observé.

Ce que nous savons de la structure, ou plus encore du développement de l'organe visuel chez les Platyhelminthes, les Rotifères et les Échinodermes se réduit à trop peu de chose pour offrir quelque intérêt général.

Chétopodes. — Parmi les Chétopodes, les yeux céphaliques d'*Alciope* (fig. 297) ont été l'objet de recherches anatomiques complètes de la part de Greeff. Ils sont pourvus d'un gros cristallin cuticulaire (*l*), séparé de la rétine par une vaste cavité renfermant l'humeur vitrée. La rétine est constituée par une seule assise de cellules qui portent les bâtonnets à leur extrémité libre et se continuent à l'extrémité opposée avec les fibres nerveuses. On n'a pas encore observé le développement de cet œil. On rencontre chez les Polyophthalmes des yeux *non* céphaliques, qui dérivent probablement d'un type d'organe sensoriel plus indifférent trouvé par Eisig chez leurs alliés les Capitellidés.

Chætognathes (2). — Les yeux céphaliques pairs de *Sagitta* sont des corps sphériques plongés dans l'épiderme. Ils consistent en une masse centrale de pigment associée à trois cristallins qui s'y enfoncent en partie. L'enveloppe externe de l'œil est la rétine, qui se compose principalement de cellules supportant des bâtonnets, et ceux-ci se trouvent en contact avec la face externe de chaque cristallin. Par la présence de trois cristallins, l'œil de *Sagitta* se rapproche à certains égards de celui des Arthropodes.

OEil des Arthropodes. — On n'a pas encore décrit d'une manière satisfaisante la phylogénie de l'œil arthropodien.

Tous les types d'yeux que l'on rencontre dans ce groupe (à l'exception de celui du Péripate) (3) offrent une ressemblance marquée ; mais

(1) Voyez Hensen (n° 367) et S. J. Hickson, *The Eye of Pecten* (*Quart. Journ. of Micr. Science*, vol. XX. 1880).

(2) O. Hertwig, *Die Chætognathen. Jenaische Zeitschrift*, vol. XIV. 1880.

(3) L'œil de Péripate n'est semblable ni à celui des Arthropodes, ni à celui des Chétopodes, mais il a beaucoup plus d'affinité avec l'œil de Mollusque. L'hypoderme et la cuticule forment ensemble une cornée très convexe, en dedans de laquelle est une vaste chambre optique, dont la rétine constitue la paroi postérieure. Cette chambre paraît contenir un cristallin dépourvu de structure ; mais il est possible que ce que je considère comme un cristallin devienne, après des observations plus complètes, un simple coagulum.

je suis porté à attribuer cette similitude aux caractères de l'exosquelette, qui modifient d'une manière plus ou moins semblable toutes les formes d'organes visuels, plutôt qu'à la descendance de tous ces yeux d'un prototype commun. Aucun de ces yeux ne présente une chambre remplie de fluide entre le cristallin et la rétine, et cet espace est comblé par des cellules, caractère qui les sépare nettement des yeux tels que ceux d'*Alciope* (fig. 297). Voici succinctement les types d'yeux que l'on rencontre chez les Arthropodes :

1° *Yeux simples.* — Dans tous les yeux simples la lentille cornéenne est formée par un épaississement de la cuticule. Les Trachéates seuls possèdent de tels yeux.

On en distingue trois types. *a.* L'un, dans lequel les cellules rétiniennes se trouvent immédiatement en arrière de la lentille, a été rencontré (Lowne) chez les larves de quelques Diptères (*Eristalis*) ainsi que chez quelques Chilognathes.

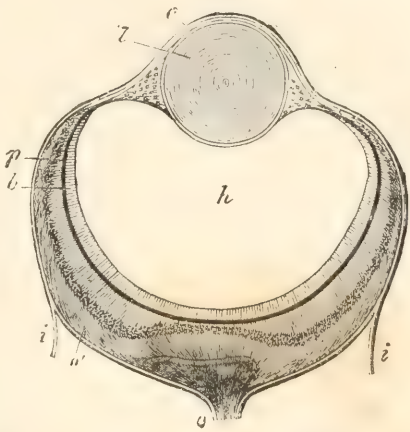


Fig. 297. — Œil d'un Alciopide (*Neophanta celox*) (emprunté à Gegenbaur, d'après Greef) (*).

b. Dans un second type d'œil simple observé chez quelques Chilopodes et quelques larves d'Insectes (*Dytiscus*, etc.) (fig. 298), les parties qui le constituent dérivent entièrement de l'épiderme. Ce sont : un cristallin (*l*), dû à un épaississement de la cuticule ; une humeur dite vitrée (*g*) formée de cellules hypodermiques modifiées, et une rétine (*r*) qui dérive des mêmes éléments. L'extrémité externe des cellules rétiniennes se termine par un bâtonnet, tandis que l'interne se continue en une fibre nerveuse.

c. Un autre type d'œil simple que l'on rencontre chez les Arachnides et, à ce qu'il paraît, chez quelques Chilopodes, forme les yeux simples de la plupart des Insectes. Il diffère du type *a* en ce que les cellules de la rétine constituent *une couche spéciale au-dessous de l'hypoderme*, ce dernier ne donnant évidemment naissance qu'à l'humeur vitrée.

Le développement des yeux simples n'a pas encore été étudié.

Ceux que nous venons de décrire sont toujours situés sur la tête et ordinairement assez nombreux.

2° *Yeux composés.* — Les yeux composés existent presque toujours chez les Crustacés et se rencontrent habituellement chez les Insectes

(*) *i*, cuticule. — *c*, continuation de la cuticule en avant de l'œil. — *l*, cristallin. — *h*, corps vitré. — *o*, nerf optique. — *o'*, épanouissement de ce nerf. — *b*, couche de bâtonnets. — *p*, couche pigmentée

à l'état parfait. Ils sont pairs dans les deux groupes, bien que, chez les Crustacés, un œil composé médian beaucoup plus simple puisse remplacer les yeux pairs, comme dans la larve Nauplius et les formes inférieures, ou coexister avec eux pendant une période du développement chez les types supérieurs.

L'œil composé typique est formé (fig. 299) d'un ensemble de lentilles cornéennes (*c*) dérivées de la cuticule, sous lesquelles sont des corps appelés *cônes cristallins*, dont chacun correspond à une lentille. Au-dessous des cônes se trouvent d'autres corps appelés *rétinules* (*r*), qui constituent les éléments impressionnables de l'œil; elles se composent chacune d'un bâtonnet axial, le *rhabdome*, et d'un certain nombre de cellules qui l'entourent.

Les cônes cristallins résultent de la coalescence de dépôts cuticulaires de plusieurs cellules dont les noyaux persistent ordinairement et sont appelés *noyaux de Semper*. Ces cellules sont probablement de simples cellules hypodermiques, mais dans quelques formes, par exemple chez les *Phronima*, il peut y avoir entre elles et la cuticule une couche continue de cellules hypodermiques. Les cellules qui d'ordinaire constituent un cône cristallin, peuvent, dans divers yeux d'Insectes, demeurer distinctes; de tels yeux ont reçu de Grenacher le nom d'*yeux acônes*, tandis qu'il a appelé *yeux pseudocônes* ceux qui sont pourvus de cônes cristallins incomplètement formés.

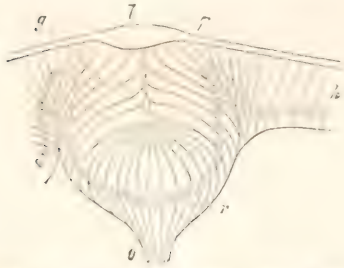


Fig. 299. — Coupe d'un œil simple d'une jeune larve de *Dytiscus* (empruntée à Gegenbaur, d'après Grenacher) (*).

De même que le cône cristallin, le rhabdome des rétinules résulte de la fusion d'une série de parties consistant primitivement en bâtonnets distincts, situés chacun dans une cellule propre. Cet état des rétinules est permanent dans l'œil des Tipulides.

Le développement des yeux composés n'a jusqu'ici été étudié d'une manière satisfaisante que par Bobretzky (n° 367) chez quelques Crustacés. Cet auteur l'a observé dans les genres *Palaemon* et *Astacus*, mais plus complètement chez le dernier, auquel s'applique la description suivante.

L'œil de l'*Astacus* tire son origine de deux parties distinctes : 1° de l'épiderme externe des lobes procéphaliques, qui sera appelé couche épidermique de l'œil ; 2° d'une portion des ganglions sus-œsophagiens, qui en sera la couche nerveuse. Le mésoblaste fournit en outre une portion du pigment situé entre les deux couches précitées. De la couche épidermique dérivent les lentilles cornéennes, les cônes cristallins et le pigment qui entoure ces derniers. D'autre part, la couche

(*) [illegible] — *g*. corps vitré. — *l*. cuticule. — *o*. nerf optique. — *h*. hypoderme.

nerveuse semble donner naissance aux rétinules avec leurs rhabdomes et au ganglion optique.

Après que les ganglions sus-œsophagiens se sont séparés de l'épiblaste superficiel, les cellules de l'épiderme deviennent columnaires dans la région que l'œil doit occuper, et forment ainsi la couche épidermique oculaire mentionnée ci-dessus. Bientôt cette couche acquiert une épaisseur de deux ou trois assises de cellules. En même temps la partie la plus superficielle du ganglion sus-œsophagien adjacent s'étrangle partiellement sur le reste du ganglion et devient la couche nerveuse de l'œil ; mais elle est séparée de la portion épaissie de l'épiderme par un petit espace dans lequel pénètrent quelques cellules mésoblastiques à une période un peu plus avancée. Les couches épidermique et nerveuse se divisent ensuite chacune en deux assises. De l'assise externe de la première couche dérivent les cônes cristallins et les noyaux de Semper. Chaque cône est formé de quatre bâtonnets fusionnés, résultant de différenciations cuticulaires de quatre cellules dont on peut voir les noyaux au côté externe de l'embryon. Les extrémités inférieures des cônes traversent l'assise interne du disque épidermique, dont les cellules se chargent de pigment et constituent les cellules pigmentées entourant la partie inférieure des cônes cristallins chez l'adulte. L'extrémité externe de chaque cône est entourée par quatre cellules que Bobretzky a crues identiques aux noyaux de Semper (1). A un stade ultérieur (non observé chez l'*Astacus*), ces cellules donnent naissance aux lentilles cornéennes cuticulaires.

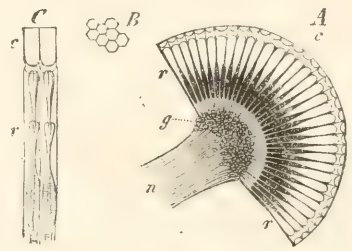


Fig. 299. — Diagramme représentant les diverses parties d'un œil composé d'Arthropode (d'après Gegenbaur) (*).

Des deux assises de la couche nerveuse, l'externe a une épaisseur de plusieurs rangées de cellules, tandis que l'interne se compose de cellules allongées en forme de bâtonnets. Malheureusement, la destinée ultime des deux assises nerveuses n'a pas été observée, bien que l'on ne puisse guère douter que les rétinules ne tirent leur origine de l'assise externe.

Le mésoblaste qui pénètre entre les couches nerveuse et épidermique se transforme en une couche de pigment, et forme probablement aussi la membrane perforée située entre les cônes cristallins et les rétinules.

Il semblerait, d'après les observations précédentes de Bobretzky, que les yeux composés pairs des Crustacés appartiennent au type d'yeux

(1) Il semble y avoir dans la description de Bobretzky quelque confusion quant à la nomenclature de ces parties.

(*) A, coupe longitudinale de l'œil.
B, facettes cornéennes.
C, deux segments de l'œil.
c, lentilles (cuticulaires) cornéennes. — *r*, rétinules avec leurs rhabdomes. — *n*, nerf optique. — *g*, renflement ganglionnaire de ce nerf.

cérébraux. Jusqu'à quel point en est-il de même des yeux composés chez les Insectes? c'est ce que l'on ignore, car il est bien possible que ces yeux aient eu une origine indépendante (1).

Les relations entre les yeux pairs et l'œil médian des Crustacés ne sont pas mieux déterminées.

Dans le genre *Euphausia*, parmi les Schizopodes, il existe une série d'yeux situés sur les côtés de quelques-unes des pattes thoraciques et sur ceux de l'abdomen. Bien que la structure n'en ait pas encore été établie d'une manière

(1) Dans un travail important (*), M. H. Viallanes a récemment étudié le développement de l'appareil visuel chez les Insectes. Il a bien voulu me remettre sur ce sujet la note suivante :

« Les recherches auxquelles je me suis livré sur le mode de développement de l'appareil visuel des Insectes, nous montrent que chez ces animaux l'œil proprement dit ne peut être, ainsi que cela paraît avoir lieu pour les Crustacés, d'après Bobretzky, considéré comme une simple dépendance des centres nerveux.

« Chez les larves aveugles des mouches, l'appareil visuel se trouve représenté par trois parties principales. Le disque imaginal de l'œil, la tige nerveuse, et le ganglion optique. Le disque imaginal est bâti sur le plan de tous les autres disques. Il présente par conséquent, en allant de dehors en dedans, un feuillet provisoire, un exoderme et un mésoderme. L'exoderme du disque de l'œil, chez les jeunes larves, se montre avec les mêmes caractères que dans tous les autres disques, c'est-à-dire qu'il est formé par de petites cellules fusiformes très serrées disposées sur plusieurs rangs; en dehors il est limité par une mince cuticule, en dedans par une basale. Quelque temps avant la métamorphose, les cellules exodermiques les plus superficielles grossissent beaucoup et s'allongent; elles méritent alors le nom de cellules optogènes.

« Le mésoderme du disque de l'œil n'a pas la structure du mésoderme des autres disques; il n'est point en effet formé par une sorte de tissu conjonctif embryonnaire, mais bien par un amas de fines fibrilles nerveuses qui pénètrent dans l'exoderme et se continuent chacune avec une cellule optogène.

« La tige nerveuse est une sorte de pédoncule qui relie le disque de l'œil au ganglion optique. Elle est constituée par de fines fibrilles nerveuses qui se continuent avec les fibres nerveuses du mésoderme du disque. Ainsi le mésoderme du disque n'est qu'un épanouissement de la tige nerveuse. Aussi, dès qu'elle commence à se différencier, chaque cellule optogène est-elle reliée au centre nerveux par un conducteur.

« Le ganglion optique est constitué par la partie la plus externe du ganglion cérébroïde. Il se compose d'un noyau central de substance blanche revêtu par une écorce cellulaire.

« Dans cette écorce se trouve encastré comme un coin un organe fort complexe que j'ai désigné sous le nom d'ébauche de la lame ganglionnaire. Les fibres de la tige nerveuse naissent de la surface de cette partie.

« Au moment de la métamorphose les phénomènes suivants s'accomplissent: le feuillet provisoire du disque de l'œil disparaît, l'exoderme vient occuper la place où doit apparaître l'œil, sa cuticule devient la cornée, sa basale la limitante de l'œil, chaque cellule optogène se segmente pour former à elle seule les différentes cellules constitutives de l'œil élémentaire.

« La lame ganglionnaire jusque-là comprise sous forme d'ébauche au sein du ganglion optique, émigre hors de celui-ci, et s'étale comme un écran nerveux en arrière de l'œil composé.

« Pendant l'évolution de la lame et du disque, les fibrilles de la tige nerveuse ne cessent pas un instant d'unir ces deux parties. A mesure que la lame s'approche de l'œil composé, les fibrilles de la tige se raccourcissent, mais elles persistent toujours chez l'adulte, où elles peut désignées sous le nom de fibres postrétiniennes. » (Trad.)

(*) H. Viallanes, *Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent la métamorphose, particulièrement de ces animaux*. *Ann. sc. nat.* 6e ser., *Zool.*, t. XIV, 1882.

satisfaisante, elle semble cependant différer beaucoup de celle des autres organes visuels des Arthropodes.

Œil des Vertébrés. — Eu égard aux diverses formations qui se combinent pour le constituer, l'œil est incontestablement l'organe le plus complexe des Vertébrés. Bien que son mode de développement soit assez constant dans tout le groupe, il sera commode de décrire d'abord ce qui peut en être considéré comme le type et de procéder ensuite à un examen comparatif de l'origine de ses diverses parties, en nous étendant davantage sur quelques-unes d'entre elles. Cette section se terminera par la description des organes accessoires de l'œil.

La formation de l'œil commence avec l'apparition d'une paire d'excroissances creuses de la vésicule cérébrale antérieure ou thalamencéphale qui se montrent dans quelques cas même avant la fermeture du canal médullaire. Ces excroissances, que l'on désigne sous le nom de vésicules optiques, s'ouvrent d'abord librement dans la cavité de la vésicule cérébrale antérieure ; mais bientôt elles s'étranglent partiellement sur cette dernière et forment des vésicules (fig. 300, *a*) unies à la base du cerveau par des pédoncules creux relativement étroits, les rudiments des nerfs optiques. L'étranglement qui donne naissance au pédoncule ou nerf optique, se produit obliquement en bas et en arrière, de manière que les nerfs optiques s'ouvrent à la base de la partie antérieure du thalamencéphale (fig. 300, *b*).

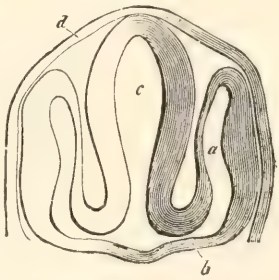


Fig. 300. — Coupe transversale de la tête d'un embryon de Téléostéen, montrant la formation des vésicules optiques, etc. (emprunté à Gegenbaur, d'après Schenk) (*).

Après la formation des nerfs optiques survient : 1° celle du cristallin ; 2° celle de la coupe optique, aux dépens des parois de la vésicule optique primaire.

L'épiblaste externe ou superficiel qui recouvre la partie la plus saillante de la vésicule optique et avec laquelle il est en contact immédiat chez la plupart des Vertébrés, devient plus épais. Cette portion épaissie est alors poussée en dedans de manière à former une fossette ouverte, peu profonde, dont les épaisses parois (fig. 301 A, 3) refoulent devant elles la paroi antérieure (4) de la vésicule optique. Cette invagination de l'épiblaste superficiel est portée à un tel degré que la paroi antérieure de la vésicule optique arrive jusque près de la paroi postérieure et que la cavité de la vésicule s'oblitère presque complètement (fig. 301 B).

(*) *c*, cerveau antérieur. — *a*, vésicule optique. — *b*, pédoncule de cette vésicule. — *d*, épiderme.

Le bulbe de la vésicule optique se transforme ainsi en une coupe à double paroi, renfermant dans sa cavité la portion d'épiblaste invaginé. Afin de la distinguer de la vésicule optique primitive, on la désigne généralement sous le nom de *vésicule optique secondaire*. Pour plus de brièveté nous l'appellerons *coupe optique;* en réalité, elle ne constitue jamais une vésicule, puisqu'elle est toujours largement ouverte en avant. De ses deux feuillets, l'interne ou antérieur (fig. 301 B, 4) est formé par la partie antérieure de la paroi de la vésicule optique primitive, l'externe ou postérieur (fig. 301 B, 5), par la portion postérieure de cette même paroi. Le premier (4) s'épaissit très rapidement et devient la rétine, tandis que le second (5), qui reste mince, s'infiltre dans la suite de pigment et forme finalement la couche pigmentaire en mosaïque de la choroïde.

Par suite de la fermeture de son orifice, la fossette formée par l'épiblaste invaginé se transforme en un sac complètement clos, à parois épaisses entourant une petite cavité centrale (fig. 301 B, 2). En même temps elle se sépare de l'épiblaste externe, qui s'étend en avant en une couche continue, de sorte que toute trace de son orifice primitif disparaît. Il reste ainsi dans la cupule de la vésicule optique secondaire une masse épiblastique elliptique isolée, le rudiment du cristallin. La petite cavité dont il est creusé se réduit encore rapidement par l'épaississement de ses parois, surtout de la postérieure.

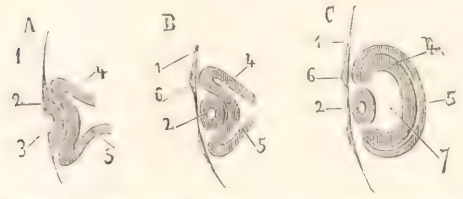


Fig. 301. — Coupes diagrammatiques montrant la formation de l'œil (d'après Remak) (*).

A sa première apparition, le cristallin est en contact immédiat avec le feuillet antérieur de la vésicule optique secondaire (fig. 301 B). Peu après cependant, on le voit se placer dans l'orifice de la coupe optique (fig. 303 C), par suite du développement d'un espace (7) (qui est occupé par le corps vitré) entre le cristallin lui-même et le feuillet antérieur de cette coupe.

Pour comprendre comment cet espace s'est développé, il est nécessaire d'avoir présents à l'esprit la situation de la vésicule optique et les rapports de son pédoncule.

La vésicule est située sur le côté de la tête, et son pédoncule se dirige en bas, en dedans et en arrière. En fait, celui-ci est oblique

(*) A, B, C, stades de développement. — 1, feuillet épidermique; 2, épaississement de ce feuillet; 3, [illegible] de la vésicule oculaire primitive, dont la partie antérieure est déprimée par le cristallin; 5, partie postérieure de la vésicule oculaire primitive et feuillet externe de la vésicule oculaire secondaire; 6, endroit où le cristallin s'est séparé du feuillet épidermique; 7, cavité de la vésicule oculaire secondaire occupée par le corps vitré (d'après Remak).

sur la vésicule ; d'où il résulte qu'au moment où le cristallin s'invagine, la direction suivant laquelle la paroi antérieure de la vésicule est refoulée en dedans n'est pas en ligne droite avec l'axe du pédoncule, comme le représente le diagramme (fig. 301) pour plus de simplicité ; mais elle forme avec cet axe un angle obtus, ainsi que l'indique la figure 302, où *s'* désigne la cavité du pédoncule partant de celle de la vésicule optique primitive qui est presque oblitérée.

Au stade peu avancé représenté par la figure 302, le cristallin remplit toute la cavité en forme de coupe de la vésicule optique secondaire. L'état ultérieur est amené par l'accroissement rapide des parois de la coupe optique, dont toutes les parties cependant ne se développent pas également. Ces parois s'élèvent sur tout le pourtour de la coupe, excepté au point de sa circonférence qui se réunit au pédoncule. Tandis que partout ailleurs les parois croissent rapidement en hauteur, emportant pour ainsi dire avec elles le cristallin, en ce point qui, dans la position naturelle de l'œil en occupe la face inférieure, l'accroissement est nul, la paroi est incomplète et présente une lacune. Cette lacune, qui reçoit dans la suite le nom de *fissure choroïdienne*, ouvre au tissu mésoblastique entourant la vésicule optique et le pédoncule un passage dans l'intérieur de la cavité de la coupe.

Fig. 302. — Coupe diagrammatique de l'œil et du nerf optique à un stade peu avancé (Lieberkühn) (*).

Il résulte de son mode de formation que cette lacune ou fissure est évidemment sur le prolongement de l'axe du pédoncule de l'œil, et pour la voir on doit la chercher sur la face inférieure de la vésicule optique. On la reconnaît facilement dans cette position sur l'embryon vu par transparence (fig. 126 *chs*).

Si le lecteur se rappelle ces relations de la lacune avec le pédoncule de l'œil, il comprendra comment les coupes de la vésicule optique présentent, à ce stade, des aspects très différents selon le plan suivant lequel elles sont faites.

Lorsqu'on regarde la tête par sa face inférieure et par transparence, l'aspect de l'œil est très semblable à celui du diagramme (fig. 303).

Une coupe d'un tel œil suivant la ligne *y* et perpendiculairement au plan du papier donnerait une figure correspondant au diagramme (fig. 303 C). Le cristallin, la cavité et la double paroi de la vésicule optique secondaire, les restes de la cavité primitive, seraient tous représentés (comme aussi l'épiblaste superficiel de la tête); mais on

(*) Elle montre le cristallin *l* remplissant toute la cavité de la coupe optique, l'obliquité du pédoncule *s* sur cette dernière, et la continuité de la cavité du pédoncule *s'* avec celle de la vésicule optique primitive *c*. — *r*, feuillet antérieur. — *u*, feuillet postérieur de la coupe optique.

ne verrait rien ni du pédoncule, ni de la fissure. D'un autre côté, si la coupe était prise parallèlement au plan du papier, à quelque distance au-dessus du pédoncule, on obtiendrait à peu près la figure que l'on voit en E, fig. 304. Ici, la fente *f* est évidente, et il en est de même de la communication de la cavité *vh* de la vésicule secondaire avec l'extérieur de l'œil; mais naturellement, la coupe n'intéresse pas l'épiblaste superficiel. Enfin, une coupe perpendiculaire au plan du papier et passant par la ligne *z*, c'est-à-dire par la fissure elle-même, offrirait l'aspect de la figure 304 F, sur laquelle la paroi de la vésicule fait complètement défaut dans la région de la fissure, dont la position est indiquée par la lettre *f*. L'épiblaste externe n'a pas été représenté dans cette figure.

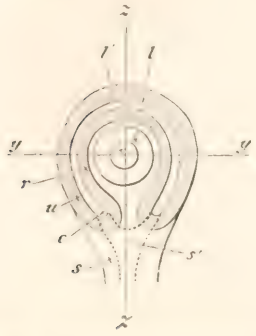


Fig. 304. — Diagramme représentant l'œil du Poulet vers le troisième jour, tel qu'on le voit lorsqu'on observe la tête par sa face inférieure à la lumière transmise [*].

Au sujet de la description précédente, qui est empruntée avec quelques légères modifications aux *Elements of Embryology*, première partie, deux points doivent être remarqués. En premier lieu, il est extrêmement douteux que l'invagination de la vésicule optique secondaire doive réellement être considérée comme un résultat mécanique de celle du cristallin. Il est probable, en second lieu, que la fissure choroïdienne n'est pas due simplement au développement inégal des parois de la coupe optique secondaire, mais qu'elle résulte en partie d'un plissement de la vésicule primaire qui s'effectue de bas en haut sur le côté où apparaît la fissure et dans sa direction, en même temps que le cristallin pénètre en avant dans la vésicule. Chez les Mammifères, ce plissement s'étend au pédoncule oculaire, qui s'aplatit (et dont par conséquent la cavité primitive s'oblitère) et se replie ensuite sur lui-même de manière à circonscrire une nouvelle cavité centrale en continuité avec celle de l'humeur vitrée. Chez d'autres formes, des indices d'un semblable phénomène s'observent ordinairement, comme on le verra plus particulièrement dans la suite.

Avant de décrire le développement de la cornée, de l'humeur aqueuse, etc., nous examinerons l'accroissement ultérieur des parties dont le développement vient d'être décrit, en commençant par la coupe optique.

[*] *l'*, cristallin. — *l*, cavité du cristallin, qui est située dans la cavité de la coupe optique. — *r*, feuillet antérieur; — *u*, feuillet postérieur des parois de la coupe optique. — *c*, cavité de la vésicule optique primitive presque oblitérée. Par inadvertance le feuillet *u* a été représenté en certains points plus mince que le feuillet *r*, tandis que partout il devrait être plus mince. — *s*, pédoncule de la coupe optique, avec sa cavité *c*, qui est au niveau inférieur à celui de la coupe elle-même et par conséquent en dehors du foyer visuel; la continuité entre la cavité du pédoncule et celle de la vésicule primitive est représentée par la figure précédente.

La coupe qui est représentée dans la figure 304 F est supposée avoir été menée [illegible] cristallin.

Pendant que s'opèrent les transformations dont nous venons de parler, le mésoblaste entourant la coupe optique prend les caractères d'une enveloppe spéciale qui fixe définitivement les contours du globe de l'œil. Les parties internes de cette enveloppe les plus voisines de la rétine deviennent la *choroïde* (c'est-à-dire la *chorio-capillaris* et la *lamina fusca ;* l'épithélium pigmentaire dérivant, ainsi que nous l'avons vu, de la coupe optique épiblastique), dans laquelle plus tard se dépose du pigment. La partie externe restante de cette enveloppe forme la *sclérotique.*

La différenciation complète de ces deux tuniques de l'œil ne survient toutefois qu'à une période tardive.

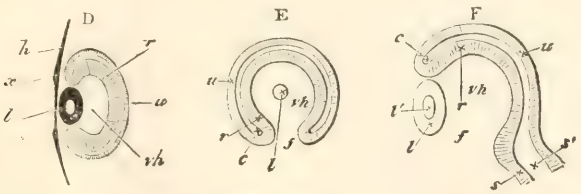


Fig. 304 (*).

Nous avons laissé la cavité de la vésicule optique primitive comme un espace presque oblitéré entre les deux feuillets de la coupe optique. A la fin du troisième jour, l'oblitération est complète et les deux feuillets sont en contact immédiat.

Dès le début, le feuillet interne ou antérieur est plus épais que l'externe ou postérieur, et sur la plus grande partie de la coupe optique, cette différence s'accroît avec le développement de l'œil, le feuillet antérieur augmentant notablement en épaisseur et subissant des changements dont nous allons parler (fig. 305).

Dans la partie antérieure cependant, sur les lèvres, pour ainsi dire, de la coupe optique, en avant d'une ligne qui deviendra plus tard l'*ora serrata*, les deux feuillets cessent de prendre part à cet épaississement progressif, qu'accompagnent des changements histologiques particuliers dont le reste de la cupule est le siège; et c'est

(*) D, coupe diagrammatique menée perpendiculairement au plan du papier suivant la ligne *yy* de la figure 303. On ne voit pas le pédoncule, la section passant tout à fait en dehors de la région qu'il occupe. — *vh*, cavité de la coupe optique remplie par l'humeur vitrée. Les autres lettres ont la même signification que dans la figure 301 B (d'après Remak).

E, coupe parallèle au plan du papier, menée par la figure 303 assez loin en arrière de la face antérieure de l'œil pour enlever une petite portion de la surface postérieure du cristallin, mais pas assez pour atteindre le pédoncule. Les lettres ont la même signification que ci-dessus. — *f*, fissure choroïdienne.

F, coupe suivant la ligne *zz* perpendiculairement au plan du papier, pour montrer la fissure choroïdienne *f* et la continuité entre la cavité du pédoncule de l'œil et celle de la vésicule optique primitive. Si la section avait été prise un peu à côté de la ligne *zz*, les parois de la coupe optique se seraient étendues en bas comme en haut jusqu'au cristallin.

Mêmes indications que plus haut. On a négligé dans cette section l'épiblaste externe.

ainsi qu'une partie postérieure, ou la rétine proprement dite, se sépare d'une partie antérieure.

Celle-ci, accompagnée par le mésoblaste qui la recouvre immédiatement, forme en arrière du cristallin des replis appelés procès ciliaires, tandis que plus en avant, elle se recourbe en dedans entre le cristallin et la cornée pour constituer l'iris. La large ouverture primitive de la coupe optique se trouve ainsi rétrécie et transformée en un petit orifice,

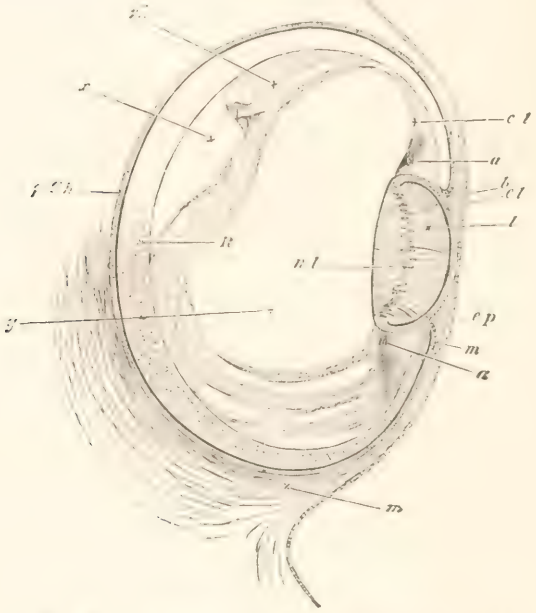


Fig. [illegible]. — Coupe de l'œil de Poulet au quatrième jour *.

la pupille ; et le cristallin, qui auparavant était situé à l'entrée de la coupe, est maintenant enfermé dans sa cavité. Tandis que dans la portion postérieure de la capsule ou dans la rétine proprement dite, la couche formée par le feuillet interne ou antérieur n'est le siège d'aucun dépôt de pigment noir, il s'en dépose en abondance dans les

* [illegible] de la face latérale de la tête. — *R*, rétine proprement dite, feuillet an[illegible] de la coupe optique. — *cp*, épithélium pigmentaire de la choroïde, feuillet postérieur de la [illegible] qui forme le bord extrême de la coupe optique, qui deviendra le bord interne de l'iris. — *l*, cristallin. Sa paroi postérieure, dont les cellules allongées montrent en *nl* leurs noyaux, en forme maintenant toute la masse, sa paroi antérieure étant réduite à une couche de cellules aplaties *cl*. — *m*, mésoblaste entourant la coupe optique et sur le point de former la choroïde et la sclé[illegible] le bord de la coupe et l'epiblaste superficiel.

Une grande partie de la cavité de la coupe optique est remplie par une masse hyaline, le rudiment [illegible] Dans le voisinage du cristallin, comme par exemple en *cl*, cette membrane semble être en continuité avec le tissu *a*, qui paraît lui-même être [illegible] de la [illegible] et [illegible] le [illegible] et [illegible] présent.

deux feuillets de la portion antérieure qui forme la région de l'iris, et tout d'abord dans le feuillet externe, de sorte que dans la suite cette portion de la vésicule optique semble n'être autre chose qu'un prolongement antérieur de l'épithélium pigmentaire de la choroïde.

Ainsi, pendant que la moitié postérieure de la coupe optique devient la rétine proprement dite, y compris le pigment choroïdien dans lequel sont plongés les bâtonnets et les cônes, la moitié antérieure se transforme en la portion ciliaire de la rétine, qui recouvre les procès ciliaires, ainsi qu'en l'uvée de l'iris. Les procès ciliaires et la substance de l'iris, leurs vaisseaux, muscles, tissu conjonctif et pigment ramifié, dérivent de la choroïde, qui a elle-même une origine mésoblastique. Le bord de la pupille marque la limite extrême de la vésicule optique, là où le feuillet externe ou postérieur se renverse pour se continuer avec l'interne ou antérieur.

Le muscle ciliaire et le ligament pectiné dérivent l'un et l'autre du mésoblaste compris entre la cornée et l'iris.

Rétine. — Tout d'abord les deux feuillets de la coupe optique ne diffèrent pas beaucoup en épaisseur; mais au troisième jour, l'externe ou postérieur devient beaucoup plus mince que l'interne ou antérieur, et, vers le milieu du quatrième jour, il se réduit à une seule assise de cellules aplaties (fig. 305 *p. Ch.*). Vers la quatre-vingtième heure, ses cellules commencent à se charger de pigment et finissent par former l'épithélium dit pigmentaire de la choroïde; aucune partie de la rétine proprement dite (ou aucune autre partie de la rétine, si l'on suppose que la couche pigmentaire en question appartient plutôt à la rétine qu'à la choroïde) ne dérive de ces cellules.

Au quatrième jour, le feuillet interne (antérieur) de la coupe optique (fig. 305 *R*) présente une structure entièrement uniforme et se compose de cellules allongées, à peu près fusiformes et pourvues de noyaux distincts. De bonne heure apparaît à sa surface externe (postérieure) une membrane cuticulaire spéciale, la *membrana limitans externa* (membrane limitante externe).

A mesure que le feuillet interne devient plus épais, ses cellules se multiplient rapidement, de sorte qu'il acquiert bientôt une épaisseur de plusieurs couches de cellules; il est probable cependant que chacune de celles-ci se continue à travers toute l'épaisseur du feuillet. A ce stade, ce feuillet correspond par sa structure exactement au cerveau, dont il peut, à proprement parler, être considéré comme une partie. D'après la manière de voir habituelle, qui n'est cependant pas pleinement confirmée par l'observation du développement, la rétine se divise pendant son accroissement ultérieur en deux parties : 1° une externe, correspondant morphologiquement au revêtement épithélial du canal cérébro-spinal et composée de ce que l'on peut appeler les cellules visuelles de l'œil, c'est-à-dire les cellules qui forment la couche

granuleuse (nucléaire) externe, ainsi que les bâtonnets et les cônes qui leur font suite; 2° une interne, qui comprend la couche granuleuse (nucléaire) interne, la couche moléculaire interne, la couche ganglionnaire et la couche des fibres nerveuses, et qui correspond morphologiquement aux parois du cerveau. Toutefois, d'après Löwe, les segments externes des bâtonnets et des cônes, qu'il regarde comme des cellules métamorphosées, correspondent seuls à la couche épithéliale du cerveau.

Le développement réel de la rétine n'est pas encore complètement connu. Selon les données ordinaires (Kölliker, n° 298, p. 693 [1]), la couche de cellules ganglionnaires et la couche moléculaire interne se différencient d'abord, tandis que le reste des cellules donne naissance aux autres parties de la rétine proprement dite et se trouve limité à l'extérieur par la membrane limitante externe. L'assise des fibres nerveuses se constitue aussi de très bonne heure à la face interne de la couche ganglionnaire. Les bâtonnets et les cônes sont dus à des prolongements (Kölliker, Babuchin) ou à des produits cuticulaires (Schultze, W. Müller) des cellules qui forment finalement la couche granuleuse externe. Ce n'est que relativement tard que la couche de cellules située en dehors de la couche moléculaire se divise en couches granuleuses (nucléaires) interne et externe et en une couche moléculaire externe intermédiaire.

La description que Löwe donne du développement de la rétine chez le Lapin s'écarte en beaucoup de points de celle qui précède. Suivant cet auteur, on peut distinguer trois stades dans la différenciation des couches de la rétine.

Au premier stade, dans un embryon de 4 à 5 millimètres, on trouve les couches suivantes, en allant de dehors en dedans à partir du feuillet externe de la vésicule optique secondaire :

1° Une membrane qui, toutefois, ne devient pas, comme on le croit ordinairement, la membrane limitante externe;

2° Une couche d'éléments transparents dérivés de cellules métamorphosées et qui constituent les segments externes des bâtonnets et des cônes;

3° Une couche d'éléments sombres arrondis;

4° Une couche indistinctement striée, la future couche des fibres nerveuses.

De la troisième de ces couches dérivent toutes les couches définitives de la rétine proprement dite, à l'exception des segments externes des bâtonnets et des cônes.

Au stade suivant, lorsque l'embryon a atteint une longueur de 2 centim. cette couche se divise en trois assises, savoir : une externe et une interne d'éléments sombres et une moyenne d'éléments plus clairs. Les deux internes de ces assises deviennent respectivement la couche moléculaire interne et la couche de cellules ganglionnaires, tandis que l'externe forme les parties de la rétine situées en dehors de la couche moléculaire interne.

Chez l'animal nouveau-né, la couche externe plus sombre du stade précédent s'est considérablement subdivisée. Sa partie la plus externe forme une assise d'éléments de couleur sombre qui donne naissance aux segments

[1] Trad. franç., p. 717.

internes des bâtonnets et des cônes ; en dedans, elle est limitée par une membrane, la véritable membrane élastique externe. La partie de la couche située en dedans de cette membrane forme bientôt, en se divisant, les couches granuleuses externe et interne, séparées l'une de l'autre par la mince couche moléculaire externe. Ainsi, peu après la naissance, toutes les couches de la rétine sont constituées chez le Lapin. Il importe de remarquer que, d'après les vues de Löwe, les segments externes et internes des bâtonnets et des cônes sont des cellules métamorphosées. Les articles externes forment d'abord une couche continue, dans laquelle on ne peut reconnaître d'éléments distincts.

De très bonne heure une membrane apparaît sur la face adjacente à l'humeur vitrée : c'est la membrane hyaloïde. Les recherches de Kessler et les miennes propres conduisent à cette conclusion qu'elle peut se constituer à une époque où il n'existe aucune trace de formations mésoblastiques dans la cavité de l'humeur vitrée, et que par conséquent elle s'est nécessairement développée comme un dépôt cuticulaire des cellules de la coupe optique. Lieberkühn, Arnold, Löwe et d'autres auteurs la regardent cependant comme une production mésoblastique, et Kölliker croit qu'une membrane primitive dérive des cellules de la coupe optique et que la membrane hyaloïde proprement dite se développe beaucoup plus tard aux dépens du mésoblaste.

Pour de plus amples informations sur ce sujet, le lecteur est renvoyé aux auteurs cités plus haut.

Nerf optique. — Les nerfs optiques dérivent, comme nous l'avons dit, des pédoncules primitivement creux des vésicules oculaires. La cavité dont ils sont creusés disparaît peu à peu par épaississement de leurs parois, et l'oblitération progresse de l'extrémité rétinienne en dedans, vers le cerveau. Pendant que l'extrémité proximale des pédoncules oculaires est encore creuse, les fibres nerveuses situées à leur racine s'étendent de l'un des pédoncules à la base de l'autre et forment le rudiment du chiasma optique. L'entre-croissement des fibres paraît complet. Les fibres nerveuses se montrent un peu plus tard dans le reste du nerf optique. Ce nerf est tout d'abord continu avec les deux feuillets de la coupe optique, comme cela doit être nécessairement, puisque l'intervalle compris à l'origine entre ces deux feuillets est en continuité avec la cavité du pédoncule. Lorsque le nerf optique perd la cavité dont il est creusé et que ses fibres apparaissent, toute connexion entre le feuillet externe de la coupe optique et le nerf optique est rompue ; le nerf perfore simplement ce feuillet et se continue avec l'interne.

Je ne vois aucune raison pour douter (comme l'ont fait His et Kölliker) que les fibres du nerf optique dérivent par différenciation des cellules épithéliales dont il est d'abord formé.

Fissure choroïdienne. — Relativement à la fissure choroïdienne, nous pouvons dire que sa manière d'être varie un peu dans les différents types. Elle se ferme sur la plus grande partie de son étendue, bien

que son extrémité proximale soit toujours traversée par le nerf optique et aussi, dans beaucoup de cas, par un prolongement mésoblastique.

Cristallin. — Le cristallin consiste d'abord en une vésicule ovalaire, à cavité centrale petite, dont les parois antérieure et postérieure sont presque d'égale épaisseur et sont constituées l'une et l'autre par une seule couche de cellules columnaires allongées. Pendant les stades ultérieurs, le mode de développement de la paroi postérieure est exactement inverse de celui de l'antérieure. La première s'épaissit considérablement; elle devient convexe en avant et tend à oblitérer la cavité centrale du cristallin. En même temps ses cellules, encore disposées en une couche unique, s'allongent et prennent la forme de fibres. Au contraire, la paroi antérieure devient de plus en plus mince et ses cellules plus aplaties.

Ces deux modes de développement se continuent, comme le montre la figure 305, jusqu'à ce que la paroi postérieure *l* soit en contact immédiat avec l'antérieure *el*, et que la cavité ait ainsi entièrement disparu. Pendant ce temps, les cellules de la paroi postérieure sont devenues de véritables fibres disposées presque parallèlement à l'axe optique sur une coupe longitudinale, et leurs noyaux *nl* sont rangés suivant une ligne passant par leur milieu. La paroi antérieure, un peu épaissie de chaque côté, au point où elle se continue avec la postérieure, est maintenant une couche simple de cellules aplaties, qui sépare la paroi postérieure du cristallin ou, comme nous pouvons l'appeler désormais, le cristallin lui-même, du segment antérieur de la capsule cristallinienne, dont elle devient l'épithélium.

Les modifications ultérieures consistent principalement dans l'allongement persistant des fibres du cristallin, leur multiplication et la disparition partielle de leurs noyaux.

En même temps qu'elles se multiplient, ces fibres prennent la disposition caractéristique qu'elles offrent dans le cristallin adulte des diverses formes de Vertébrés. Ainsi que l'a d'abord avancé Kölliker, la capsule cristallinienne paraît se former comme une membrane cuticulaire produite par les cellules épithéliales du cristallin.

La manière de voir de Lieberkühn, Arnold, Löwe et autres, d'après laquelle la capsule du cristallin est une formation mésoblastique, ne semble pas fondée. L'opinion contraire, soutenue par Kölliker, Kessler, etc., est surtout appuyée par ce fait qu'au moment où la capsule devient visible, il n'existe pas de cellules mésoblastiques qui puissent lui donner naissance. Il faut dire cependant que W. Müller a réellement trouvé des éléments cellulaires dans ce qu'il considère comme la capsule du cristallin de l'Ammocète. Si l'on tient compte du caractère de dégradation de l'œil de ce Poisson, on n'acceptera qu'avec réserve un témoignage tiré de la structure de cet œil.

Corps vitré. — Le corps vitré dérive (excepté chez les Cyclostomes)

d'une excroissance vasculaire qui pénètre par la fissure choroïdienne et qui offre des différences considérables dans les divers types de Vertébrés. Sa véritable nature est encore très contestée. D'après Kessler, c'est un produit de transsudation; mais les cellules mésoblastiques embryonnaires ordinaires qu'il renferme accidentellement, aussi bien que la présence de nombreux corpuscules sanguins, lui donnent le droit d'être considéré comme une substance intercellulaire. Dans les cas les plus favorables, ces cellules sont cependant en nombre extrêmement petit, et fréquemment il n'y en a aucune trace. Il paraît y avoir, chez les Mammifères, quelques cellules mésoblastiques qui s'invaginent en même temps que le cristallin et qui servent probablement à la formation des vaisseaux de la membrane appelée capsulo-pupillaire. Chez l'Ammocète, le corps vitré tire manifestement son origine d'une invagination mésoblastique, bien que les cellules qui lui donnent naissance disparaissent dans la suite.

Chez les Mammifères, le développement de la zone de Zinn, qui pourrait jeter quelque lumière sur la nature du corps vitré, n'a pas été complètement observé. Suivant Lieberkühn (n° 374, p. 43), cette formation se montre chez les embryons de Brebis et de Veau arrivés à la moitié de leur développement. « Aux points où les procès ciliaires et la portion ciliaire de la rétine sont complètement enlevés, dit-il, on voit, sur chaque méridien, des faisceaux de fines fibres qui correspondent aux vallées laissées entre les procès ciliaires et qui les comblent; il existe aussi entre ces faisceaux, à l'état de mince couche, des masses semblables finement striées et qui seraient situées sur l'arête des procès ciliaires. » Il ajoute qu'on peut suivre ces fibres jusque sur les segments antérieur et postérieur de la capsule cristallinienne, et qu'au milieu d'elles se trouvent de nombreuses cellules. Kölliker confirme ces données de Lieberkühn. Il n'est guère douteux que les fibres de la zone de Zinn ne soient de nature conjonctive; on les regarde comme élastiques. Löwe croit qu'elles dérivent de la substance de l'humeur vitrée; mais cela ne me paraît pas résulter des faits observés jusqu'ici. Il est très possible qu'elles naissent de cellules mésoblastiques, uniquement destinées à les former, qui ont pénétré dans l'intérieur du corps vitré.

Les parties intégrantes de l'œil en avant du cristallin sont : la cornée, l'humeur aqueuse et l'iris. Le développement de l'iris a déjà été décrit; il nous reste donc à traiter de la cornée et de la cavité qui contient l'humeur aqueuse.

Cornée. — La cornée résulte de la coalescence de deux formations : l'épithélium cornéen et la cornée proprement dite. La première dérive directement de l'épiblaste externe qui recouvre l'œil après l'invagination du cristallin; la dernière se forme suivant un mode assez remarquable, décrit d'abord clairement par Kessler.

Lorsque le cristallin s'est complètement séparé de l'épiderme, sa paroi antérieure est en contact immédiat avec l'épiblaste externe (le fu-

tur épithélium cornéen . Autour de son bord est un petit espace annulaire, limité par le tégument externe, le cristallin et le bord de la coupe optique. Chez le Poulet, que nous pouvons prendre pour type, apparaît, vers l'époque où la cavité du cristallin a complètement disparu, une couche sans structure, extérieure à l'espace annulaire mentionné ci-dessus et appliquée immédiatement sur la face interne de l'épiblaste. Cette couche forme le commencement de la cornée proprement dite et ne consiste, au début, qu'en un anneau situé au bord du cristallin, dont la plus grande épaisseur est à son bord externe et qui s'amincit graduellement vers le centre. Bientôt cependant il s'étend davantage et constitue finalement une couche continue et très épaisse, intermédiaire au tégument externe et au cristallin. Aussitôt que cette couche a atteint une certaine épaisseur, une assise de cellules aplaties se développe sur sa face profonde et de dehors en dedans, aux dépens du mésoblaste en-

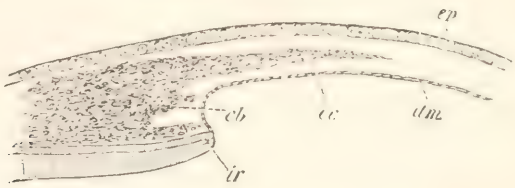


Fig. 306. — Coupe de l'œil d'un Poulet de huit jours, montrant l'iris et la cornée en voie de formation (d'après Kessler) (*).

tourant la coupe optique (fig. 306, *dm*). Cette assise est la couche épithéliale de la membrane de Descemet. Lorsqu'elle (1) s'est complètement développée, le mésoblaste se divise, autour du bord de la cornée, en deux couches, une interne (fig. 306, *cb*) qui doit former le tissu mésoblastique de l'iris déjà décrit, et une externe (fig. 306, *cc*) adjacente à l'épiderme. Celle-ci donne naissance aux corpuscules cornéens qui sont les seuls éléments constituants de la cornée non encore développés. Les corpuscules cornéens s'avancent à travers la couche cornéenne dépourvue de structure et la divisent en deux strates adjacentes, l'une à l'épiblaste, l'autre à l'épithélium interne. Ces deux strates s'amincissent peu à peu à mesure qu'une portion de plus en plus grande de leur substance est envahie par les corpuscules, et à la

(1) Il me semble possible que Lieberkuhn ait raison, lorsqu'il assure que l'épithélium de la membrane de Descemet s'avance en dedans entre le cristallin et l'épiblaste avant la formation de la cornée proprement dite, et que la description ci-dessus de Kessler exige sur ce point une rectification. Il est probable, d'après la structure de l'œil de l'Amphioxus, que la membrane de Descemet est en continuité avec la choroïde.

(*) [illegible] épiblastique de la cornée. — *cc*, corpuscules cornéens pénétrant dans la matrice [illegible] de la cornée. — *dm*, membrane de Descemet. — *ir*, iris. — *cb*, mésoblaste de l'iris (le dessin [illegible] a été tracé un peu trop haut).

[illegible] est rempli par la matrice sans structure de la cornée.

fin il n'en reste que la partie la plus externe, qui forme la membrane élastique antérieure et la membrane élastique postérieure (membrane de Descemet) de la cornée. Les corpuscules cornéens qui, des côtés, se sont avancés en dedans, forment ainsi une couche dont l'épaisseur s'accroît d'une manière continue et qui constitue la substance principale de la cornée. Il est encore incertain si l'accroissement en épaisseur de cette couche est dû à l'immigration de nouveaux corpuscules ou à la division de ceux qui s'y trouvent déjà. Après que les éléments cellulaires ont pénétré dans la cornée, celle-ci se met en continuité, par son bord, avec le mésoblaste qui forme la sclérotique.

L'origine de la couche primitive et sans structure de la cornée est encore indécise. Kessler la fait dériver de l'épiblaste; mais il me semble plus probable que Kölliker a raison en lui assignant une origine mésoblastique. Cette manière de voir est fondée : 1° sur le fait que cette couche s'accroît vers l'intérieur à partir du bord du mésoblaste sur le pourtour de la coupe optique; 2° sur ses rapports particuliers avec les corpuscules cornéens à une époque ultérieure. Cette vue recevrait un nouvel appui si, comme le croit Lieberkühn, une couche de mésoblaste existait effectivement entre le cristallin et l'épiblaste. Il faut convenir cependant que les objections faites à l'opinion de Kessler sur la nature épiblastique de la couche en question, reposent sur des raisons *a priori* plutôt que sur des observations précises.

Les observations de Kessler, que j'ai surtout suivies dans la description qui précède, sont vivement contestées par Lieberkühn (n° 374) et Arnold (n° 370), et ne sont acceptées qu'en partie par Kölliker. C'est spécialement sur le développement, chez les Mammifères, des parties dont il s'agit (et dont nous parlerons dans la suite), que les auteurs précités fondent leurs objections. Grâce à l'obligeance de Kessler, j'ai eu l'occasion d'examiner quelques-unes de ses belles préparations, et je n'hésite pas à accepter d'une manière générale ses conclusions, bien que je ne puisse, comme je l'ai dit plus haut, admettre toutes ses interprétations.

Humeur aqueuse. — La cavité de l'humeur aqueuse tire son origine de l'espace annulaire qui entoure la face antérieure du cristallin et qui est limité, ainsi que nous l'avons déjà dit, par le tégument externe, le bord de la coupe optique et le cristallin. Par la formation de la cornée, cet espace se trouve séparé du tégument externe, et en même temps qu'apparaît la couche épithéliale de la membrane de Descemet, une cavité continue se développe entre la cornée et le cristallin. Cette cavité s'agrandit et acquiert sa forme définitive avec le développement complet de l'iris.

Coup d'œil comparatif sur le développement de l'œil des Vertébrés.

Lorsqu'il n'avorte pas secondairement, l'organe visuel renferme, chez tous les Vertébrés, les parties essentielles décrites plus haut. Les cas les plus intéressants de dégénérescence partielle se rencontrent chez la Myxine et l'Am-

mocète. Le développement de ces yeux avortés n'a encore été suivi que chez l'Ammocète (1), où il ressemble dans les points les plus importants à celui de l'œil des autres Vertébrés.

Œil de l'Ammocète. — La vésicule optique naît sous la forme d'une excroissance du cerveau antérieur; mais chez la jeune larve, la coupe optique secondaire est remarquable par ses faibles dimensions (fig. 307 *opv*). Le feuillet externe, le plus épais, donne naissance à la rétine, et l'interne, le plus mince, au pigment choroïdien. Le cristallin provient d'une invagination de l'épiderme disposé en couche simple (fig. 307 *l*). A mesure que le développement avance, les parties de l'œil s'agrandissent peu à peu, et autour de la portion postérieure et dorsale de la coupe optique, le mésoblaste se charge de pigment. La cavité de l'humeur vitrée manque d'abord; mais plus tard, par suite de l'accroissement de la coupe optique, naît un espace dans lequel pénètre, par une légère échancrure du bord ventral de la coupe, un prolongement cellulaire de mésoblaste (W. Müller, n° 377). Cette échancrure est la seule ébauche de la fissure choroïdienne des autres types. Le prolongement mésoblastique est probablement l'homologue du ligament falciforme et du peigne; il semble produire l'humeur vitrée et il conserve pendant longtemps ses connexions avec le mésoblaste environnant. Ses cellules finissent pas disparaître et il ne renferme jamais de vaisseaux sanguins.

Fig. 307. — Coupe horizontale de la tête d'une larve de *Petromyzon* qui vient d'éclore, montrant le développement du cristallin (*).

Le cristallin reste pendant longtemps à l'état de vésicule ovalaire pourvue d'une cavité centrale. A un stade plus avancé, lorsque le développement de l'Ammocète est complet, la coupe optique secondaire forme une fossette profonde (fig. 308 *r*) à l'entrée de laquelle se trouve le cristallin *l*. Les deux couches de la rétine ont maintenant la structure normale qu'elles offrent chez les Vertébrés, bien que le pigment ne soit encore qu'incomplètement développé dans la couche choroïdienne. Le cristallin a la même forme embryonnaire que chez les types supérieurs (comparez avec la fig. 305) et consiste en un segment interne plus épais, le cristallin proprement dit, et une couche externe qui constitue l'épithélium de la capsule cristallinienne. Le bord de la coupe optique, qui forme le rudiment de l'épiblaste de l'iris, est incomplètement séparé du reste de la coupe, et c'est à peine si l'on peut parler d'un élément mésoblastique de l'iris, distinct de la membrane de Descemet (*dm*).

Il n'existe pas de cavité pour l'humeur aqueuse en avant du cristallin, ni de cornée distincte de l'épiderme et des tissus sous-épidermiques. Les éléments situés en avant du cristallin sont : 1° l'épiderme (*ep*); 2° le derme (*dc*); 3° le tissu conjonctif sous-dermique (*sdc*), qui passe au derme sans ligne nette

(1) La description la plus complète est celle de W. Müller (n° 377).

(*) *thc*, tube médullaire céphal. — *opv*, vésicule optique. — *l*, cristallin. — *hc*, cavité céphalique.

de démarcation; 4° une membrane épaisse en continuité avec la partie mésoblastique de la choroïde et qui paraît représenter la membrane de Descemet. Le tissu conjonctif sous-dermique se continue sous forme d'enveloppe tout autour de l'œil; il n'y a pas de sclérotique différenciée et seulement une choroïde imparfaite.

A une époque encore plus reculée, apparaît un élément mésoblastique particulier pour l'iris. Lorsque l'Ammocète se transforme en Lamproie, l'œil se rapproche de la surface, une chambre antérieure s'établit, et l'œil diffère de celui des types supérieurs, surtout par ce fait que la cornée se distingue à peine du reste du tégument et que la sclérotique est très imparfaitement représentée.

Vésicules optiques. — Le développement des vésicules optiques primitives, autant que nous le connaissons, est très constant chez tous les Vertébrés. Chez les Téléostéens et le *Lepidosteus* seulement, le type ordinaire éprouve une déviation importante qui, du reste, dépend du mode de formation de la carène médullaire : les vésicules optiques prennent naissance pendant que cette carène est encore solide et elles le sont elles-mêmes tout d'abord. Dans la suite, elles se creusent d'une cavité et subissent les transformations ordinaires.

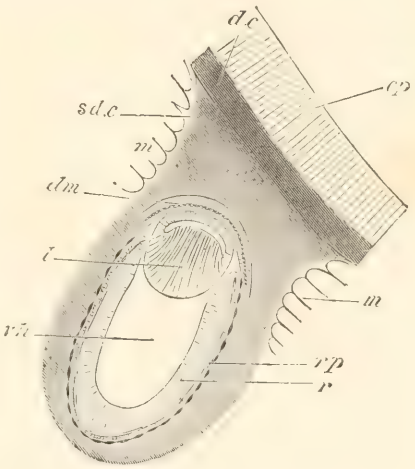


Fig. 308. — OEil d'Ammocète situé sous la peau (*).

Cristallin. — Dans la majorité des groupes, c'est-à-dire chez les Élasmobranches, les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères, le cristallin résulte d'une invagination ouverte de l'épiblaste; mais chez les Amphibiens, les Téléostéens, et le *Lepidosteus*, où la lame nerveuse de la peau se différencie de bonne heure, cette lame seule prend part à la formation du cristallin (fig. 309 *l*). Cependant, même dans ces types, le cristallin naît par invagination à l'état de corps creux; mais la lame épidermique de l'épiblaste intercepte d'une manière permanente toute communication de son orifice avec l'extérieur. Götte décrit le cristallin comme produit, chez le *Bombinator*, par un épaississement solide de la lame nerveuse de l'épiblaste. C'est probablement une erreur.

Cornée. — Le mode de formation de la cornée déjà décrit paraît caractéristique pour la plupart des Vertébrés, excepté l'Ammocète. Kessler l'a rencontré chez les Oiseaux, les Reptiles et les Amphibiens, et il est probable qu'il se présente aussi chez les Poissons. Chez les Mammifères, toutefois, il est moins facile à observer. Il n'existe pas tout d'abord de cellules mésoblas-

(*) *ep*, épiderme. — *d.c*, tissu conjonctif dermique en continuité avec le tissu conjonctif sous-dermique, *s.d.c*, qui est aussi ombré. Ce tissu ne présente pas de limite définie autour de l'œil. — *m*, muscles. — *dm*, membrane de Descemet. — *l*, cristallin. — *v.h*, humeur vitrée. — *r*, rétine. — *rp*, pigment rétinien.

tiques entre le cristallin et l'épiblaste (fig. 311) ; mais chez beaucoup de Mammifères (voyez Kessler, n. 372, pp. 91-94), une couche de cellules mésoblastiques arrondies, qui forme la membrane de Descemet, se développe entre eux, à une époque où il est difficile de distinguer une lame cornéenne d'un simple coagulum.

Après la formation de cette couche, les cellules mésoblastiques s'avancent, des côtés, dans la lame cornéenne ; elles s'aplatissent ensuite et se disposent en assises contre les lames de la cornée. Celle-ci continue à croître en épaisseur par l'addition de nouvelles lames sur la face adjacente à l'épiblaste.

Nous avons déjà vu que, chez la Lamproie, la cornée n'est pas autre chose que l'épiderme et le derme légèrement modifiés et plus transparents.

Nerf optique et fissure choroïdienne. — Il y a tout avantage à examiner ensemble ces formations, et en même temps les prolongements vasculaires et autres qui pénètrent par la fissure choroïdienne dans la cavité de la coupe optique. Somme toute, ces parties présentent dans leur développement plus de variations que toute autre partie de l'œil.

Je commencerai par le Poulet, qui est à la fois un type général très convenable de comparaison et celui chez lequel ces formations ont été très complètement observées.

Pendant le troisième jour de l'incubation, une anse vasculaire pénètre par la fissure choroïdienne et fournit sans doute les matériaux de transsudation nécessaires au développement de l'humeur vitrée. Jusqu'au cinquième jour, cette anse est la seule formation qui traverse la fissure choroïdienne ; mais à ce moment il en apparaît une nouvelle, dont l'existence est permanente et que l'on connaît sous le nom de peigne. Le peigne consiste en une saillie lamelleuse formée par les cellules mésoblastiques qui entourent l'œil ; elle s'introduit par la fissure choroïdienne près du nerf optique et enveloppe une partie de la branche afférente de l'anse vasculaire dont nous venons de parler. La partie proximale du bord libre du peigne est un peu renflée et offre sur des coupes, une forme en massue. Au sixième jour, la fissure choroïdienne se ferme rapidement, de manière à se réduire à la fin de ce jour à une simple soudure. Il reste cependant deux points où les bords de la coupe optique ne se sont pas réunis. L'un, proximal et adjacent au nerf optique, livre passage au peigne, et, à une époque ultérieure, au nerf optique ; l'autre, distal, est situé près du bord ciliaire de la fissure, et il est traversé par la branche efférente de l'anse vasculaire mentionnée plus haut. Bientôt ce vaisseau s'atrophie, en même temps que l'orifice distal conservé dans la fissure choroïdienne disparaît. Toutefois, dans quelques variétés de Poulet domestique (Lieberkühn), cet orifice persiste. La suture qui indique la situation primitive de la fissure choroïdienne se distingue d'abord par l'absence de pigment, et plus tard par la teinte foncée de son pigment. Finalement, un peu après le neuvième jour, on n'en voit plus aucune trace.

Jusqu'au huitième jour, le peigne reste à l'état de simple lame ; du dixième au douzième jour, il commence à se plisser, ou plutôt à se rider, et vers le dix-septième ou le dix-huitième, il se charge abondamment de pigment, et ses rides, devenues presque aussi nombreuses que chez l'adulte, s'élèvent au nombre de dix-sept ou dix-huit. Le peigne est presque entièrement composé de vaisseaux replies sur eux-mêmes et supportés par un tissu con-

nectif pigmentaire disséminé ; même chez l'adulte, il est encore très vasculaire. L'artère primitive qui s'est trouvée enveloppée au moment de la formation du peigne, continue à fournir du sang à celui-ci après que des vaisseaux s'y sont développés. La veine est en réalité un organe de nouvelle formation qui se développe après l'atrophie de la portion distale de l'anse vasculaire primitive du corps vitré.

Il n'existe pas de vaisseaux sanguins proprement dits dans la rétine.

Lors de la formation de la coupe optique, la partie périphérique extrême du nerf optique, qui est en contiguïté immédiate avec l'artère du peigne, se plisse. L'orifice permanent que présente la fissure choroïdienne pour le passage du peigne est en relation étroite avec l'entrée du nerf optique dans le globe de l'œil; en effet, les fibres de ce nerf pénètrent sur le bord interne du peigne, elles en suivent les côtés jusqu'à son bord externe, d'où elles rayonnent comme d'un centre vers toutes les parties de la rétine.

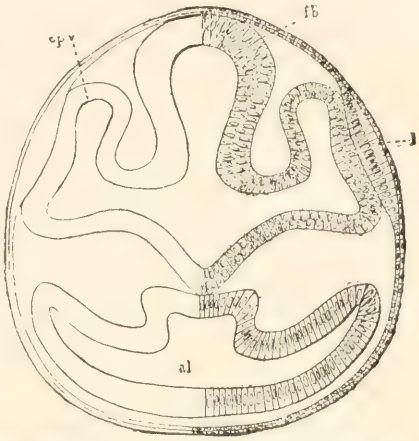


Fig. 309. — Coupe de la partie antérieure de la tête d'un embryon de Lépidostée au septième jour après la fécondation (*).

Chez le Lézard, la clôture de la fissure choroïdienne survient beaucoup plus tôt que chez le Poulet; l'anse vasculaire qui pénètre dans le corps vitré y est cependant plus développée. Le peigne reste longtemps dépourvu de vaisseaux et ne devient réellement vasculaire qu'après la disparition très tardive de la partie distale de l'anse vasculaire du corps vitré.

La disposition du bourgeon qui s'introduit par la fissure choroïdienne chez les Élasmobranches (*Scyllium*) a été en partie observée, et, autant qu'on le sait actuellement, la concordance est assez complète entre ce que l'on observe chez ce type et le type Oiseau.

A l'époque où la cavité comprise entre le cristallin et la coupe optique secondaire vient de commencer à se former, un prolongement mésoblastique accompagné d'une anse vasculaire pénètre par la fissure choroïdienne, à côté du nerf optique, dans le corps vitré. Ce vaisseau représente sans doute l'anse vasculaire de l'œil d'Oiseau ; mais je n'ai pu reconnaître s'il fait saillie au delà du prolongement mésoblastique qui y est joint. A mesure que la cavité de l'humeur vitrée s'agrandit et que la fissure choroïdienne s'allonge, ce prolongement prend la forme d'une lame dont le bord est un peu renflé et qui se projette à une certaine distance dans la cavité de l'humeur vitrée.

A une période plus avancée, lorsque le feuillet externe de la cupule optique s'est chargé de pigment, la partie distale de la fissure choroïdienne adjacente au bord du cristallin se ferme; mais le long de la ligne de suture, les parois

(*) *al*, cavité digestive. — *b*, thalamencéphale. — *op.v*, vésicule optique. — *l*, cristallin. Le mésoblaste n'est pas représenté.

de la cupule restent très minces et se disposent en trois replis, un médian et deux latéraux, qui font saillie dans l'humeur vitrée. Le repli médian est en contact avec le cristallin, et le mésoblaste vasculaire qui entoure l'œil pénètre entre les deux lames dont il est formé. En passant de la région du cristallin à celle du nerf optique, les replis latéraux de la cupule disparaissent et le médian forme une saillie considérable dans la cavité de l'humeur vitrée. Il se compose d'un noyau de mésoblaste recouvert d'une couche délicate dérivée des deux feuillets de la coupe optique. Plus près encore du nerf optique, la fissure choroïdienne n'est pas encore fermée, et le mésoblaste qui, dans le voisinage du cristallin, s'étendait seulement dans les replis de la paroi de la coupe optique, se projette maintenant librement dans la cavité de l'humeur vitrée, et forme la lame déjà décrite. Il n'est pas très vasculaire ; mais tout près du nerf optique une grosse artère y pénètre.

Dans le jeune animal, la fissure choroïdienne n'est plus traversée par une lame mésoblastique ; mais elle reste ouverte à son extrémité interne pour permettre le passage du nerf optique. On peut facilement en suivre le trajet initial sur le côté inférieur de la rétine, et près du cristallin la paroi de celle-ci continue, comme dans l'embryon, à se soulever en un repli saillant. On voit encore des vestiges de ces formations, même sur des exemplaires complètement développés de *Scyllium*.

Ainsi que l'a indiqué Bergmeister, la lame mésoblastique qui fait saillie dans l'humeur vitrée ressemble au peigne à l'un des premiers stades du développement et en est sans doute l'homologue. L'artère qui lui fournit représente à coup sûr celle du peigne.

Il n'est pas douteux que la lame mésoblastique qui se projette dans l'humeur vitrée ne soit équivalente au ligament falciforme des Téléostéens, et toute cette formation, comprenant la partie libre aussi bien que celle qui est recouverte par l'épiblaste, devrait sans doute être désignée sous ce nom. Chez les Elasmobranches, le nerf optique ne prend aucune part à l'invagination à laquelle la vésicule optique secondaire doit son origine, et paraît simplement perforer les parois de la coupe optique à l'extrémité distale du ligament falciforme.

FIG. 310. — Coupe horizontale de l'œil d'un embryon de Téléostéen (empruntée à Gegenbaur, d'après Schenk) (*).

Chez les Téléostéens, une anse vasculaire traverse d'abord la fissure choroïdienne, comme chez les Oiseaux, fait qui a été observé par Kessler chez le Brochet et par Schenk chez la Truite. A une période plus avancée, une saillie mésoblastique pourvue d'un vaisseau sanguin pénètre, chez beaucoup de formes, dans la cavité de l'humeur vitrée, accompagnée de deux replis des bords libres de la fissure choroïdienne (fig. 310). Ces formations, qui constituent le ligament falciforme, ont manifestement une très grande analogie avec le prolongement mésoblastique et les replis de la coupe optique chez les Elasmobranches. Le ligament falciforme vient en contact avec le cristallin, auquel il se fixe peut-être, et persiste pendant toute la durée de l'existence.

(*) [illegible] avec deux replis formant une partie du ligament falciforme. — *a*, feuillet [illegible] — *b*, [illegible] — *c*, cavité de l'humeur vitrée. — *d*, cristallin.

Aucune saillie accompagnée de vaisseaux ne traverse la fissure choroïdienne chez le *Triton;* mais quelques cellules mésoblastiques y pénètrent et représentent l'excroissance vasculaire des autres types. Le nerf optique traverse l'extrémité proximale de la fissure choroïdienne primitive.

L'absence d'un vaisseau sanguin embryonnaire dans l'humeur vitrée ne s'étend cependant pas à tous les Amphibiens, car dans l'embryon d'*Alytes* (Lieberkühn) il existe une artère qui se résout en capillaires sur la face rétinienne du corps vitré.

Chez l'Ammocète, la fissure choroïdienne n'est représentée que par une légère échancrure du bord ventral de la coupe optique, et au prolongement mésoblastique qui traverse la fissure dans la plupart des types correspond une saillie cellulaire, dont semble dériver le corps vitré.

Les Mammifères s'écartent de tous les types déjà décrits par le développement extraordinaire, chez le fœtus, des vaisseaux sanguins de l'humeur vitrée. Il règne cependant encore de l'incertitude sur quelques points relatifs au développement de ces vaisseaux et dont le plus important se rapporte à la présence d'un prolongement, dans la cavité de l'humeur vitrée, du mésoblaste qui entoure l'œil. Lieberkühn, Arnold, Kölliker, etc., soutiennent qu'au moment où le cristallin s'invagine, il pousse devant lui une mince couche de mésoblaste, qui parvient ainsi dans cette cavité. Kessler conteste ce fait; mais la couche de mésoblaste est si nettement représentée par les embryologistes précités qu'on doit, je pense, en admettre l'existence chez quelques Mammifères (Lapin, etc.).

Lors de l'invagination de la vésicule optique, qui coïncide avec la formation du cristallin, le nerf optique s'invagine également, et après le développement de la cavité de l'humeur vitrée, une artère s'engage dans la gouttière formée par le nerf et pénètre dans cette cavité par la fissure choroïdienne (fig. 311, *acr*). Dans la suite, les bords de la gouttière se recourbent au-dessus de l'artère et enveloppent complètement ce vaisseau, qui, à une période ultérieure, envoie des rameaux à la rétine et devient l'*arteria centralis retinæ*. C'est l'homologue de la portion artérielle de l'anse vasculaire qui fait saillie dans la cavité de l'humeur vitrée chez les Oiseaux, les Lézards, les Téléostéens, etc.

Avant d'être enveloppée dans le nerf optique, cette artère continue son trajet à travers le corps vitré (fig. 311), et lorsqu'elle est arrivée tout près du cristallin, elle se divise en un grand nombre de branches rayonnantes qui en entourent le bord et lui forment une gaine vasculaire prolongée de manière à en recouvrir la paroi antérieure. Elles s'anastomosent en avant du cristallin avec des vaisseaux venant de l'iris et dont beaucoup sont veineux (fig. 311), et tout le sang de l'artère centrale s'en retourne par ces veines. La gaine vasculaire qui enveloppe le cristallin reçoit le nom de *membrana capsulo-pupillaris*. Sa partie postérieure (Kessler, n° 372) semble se composer de vaisseaux à l'exclusion de toute autre formation, et elle est due, soit à des branches de l'artère centrale seulement, soit à des cellules mésoblastiques invaginées en même temps que le cristallin. Sa partie antérieure, cependant, est enveloppée dans une membrane très délicate, la membrane pupillaire qui se continue sur les côtés avec l'épithélium de la membrane de Descemet. Après la formation de l'iris, cette membrane s'étend sur sa face

externe et forme une sorte de prolongement du mésoblaste de l'iris sur la face antérieure du cristallin.

L'origine de cette membrane est très contestée. Kessler, dont nous avons suivi surtout les données, croit qu'elle apparaît relativement tard comme un bourgeon du stroma de l'iris, tandis que Kölliker la fait dériver d'un bourgeon mésoblastique qui s'avance entre la paroi antérieure du cristallin et l'épiblaste. D'après Kölliker, ce prolongement mésoblastique se divise dans la suite en deux lames dont l'une forme la cornée, et l'autre la partie antérieure de la capsule vasculaire du cristallin, en même temps que sa membrane pupillaire. Entre ces deux lames apparaît l'humeur aqueuse.

Fig. 311. — Coupe de l'œil d'un embryon de Lapin d'environ douze jours (*).

La membrane capsulo-pupillaire n'est qu'une formation embryonnaire provisoire servant à la nutrition du cristallin. L'époque de sa disparition varie un peu chez les divers Mammifères chez lesquels ce point a été l'objet de recherches. Dans l'embryon humain, on l'observe depuis le second mois jusqu'au septième et quelquefois au delà. Elle est en général complètement résorbée au moment de la naissance. La résorption de la partie antérieure commence au centre, d'où elle se continue vers la périphérie.

Outre les vaisseaux de la capsule vasculaire qui entoure le cristallin, des branches vasculaires provisoires naissent chez beaucoup de formes (Chien, Chat, Veau, Brebis, Lapin, Homme), de l'artère centrale de la rétine immédiatement après sa sortie du nerf optique et s'étendent sur la partie posté-

(*) *e*, épithélium de la cornée. — *l*, cristallin. — *m.e.c.*, mésoblaste qui, des côtés, s'avance en dessous pour former la cornée. — *rt*, rétine. — *a. c. r.*, artère centrale de la rétine. — *of. n.*, nerf optique. La figure montre : 1° l'absence à ce stade de mésoblaste entre le cristallin et l'épiblaste ; toutefois, l'espace qui lui est entre eux est trop considérable ; 2° l'artère centrale de la rétine formant la capsule vasculaire du cristallin et se continuant avec d'autres formations vasculaires sur les bords de la coupe optique.

rieure du corps vitré. Près de la région ciliaire de celui-ci, ils s'anastomosent avec les vaisseaux de la membrane capsulo-pupillaire.

Chez les Mammifères, la fissure choroïdienne se ferme de très bonne heure et n'est perforée par aucune formation homologue du peigne. La seule partie de cette fissure qui reste ouverte est celle qui livre passage au nerf optique, et dans l'axe du nerf se trouve, ainsi qu'il a été dit plus haut, l'artère centrale de la rétine. De cette artère naissent les vaisseaux qui alimentent la rétine, mais qui toutefois sont sans relation avec les vaisseaux provisoires de l'humeur vitrée que nous venons de décrire (Kessler). Après l'atrophie de ces derniers, tout le sang de l'artère centrale se rend à la rétine.

Il est intéressant de remarquer (Kessler, N° 372, p. 78) qu'il y a dans l'embryon de presque tous les types de Vertébrés un vaisseau sanguin destiné à l'humeur vitrée et qui semble homologue dans toute l'étendue du groupe. Fréquemment ce vaisseau présente une partie permanente et une partie provisoire. Celle-ci est représentée, chez les Mammifères, par la membrane capsulo-pupillaire et les autres vaisseaux du corps vitré; chez les Oiseaux et les Lézards, c'est la partie de l'anse vasculaire primitive non comprise dans le peigne, et chez les Poissons osseux, la partie (?) non enveloppée dans le repli falciforme. La partie permanente forme, chez les Mammifères, les vaisseaax de la rétine, ceux du peigne chez les Oiseaux et les Lézards, et ceux du repli falciforme chez les Poissons.

Iris et procès ciliaires. — Les parois de la coupe optique deviennent beaucoup plus minces sur son bord que dans la partie rétinienne proprement dite. Chez beaucoup de Vertébrés (Mammifères, Oiseaux, Reptiles, Elasmobranches, etc.), la partie la plus amincie jointe au mésoblaste qui la recouvre se divise en deux régions, celle de l'iris et celle des procès ciliaires. Chez le Triton et la Lamproie, cette différenciation n'a pas lieu, et la partie dont il s'agit devient simplement l'iris.

Organes accessoires de l'œil.

Paupières. — Les formations accessoires les plus importantes qui se rattachent à l'œil sont les paupières. Elles se développent comme de simples replis du tégument renfermant entre les deux lames qui les forment un prolongement mésoblastique. Il peut y en avoir trois, une supérieure, une inférieure et une latérale — la membrane nictitante — qui naît du bord interne ou antérieur de l'œil. Leur face interne est doublée par un prolongement de la conjonctive, laquelle est l'épiblaste modifié qui recouvre la cornée et une partie de la sclérotique.

Chez les Téléostéens et les Ganoïdes, les paupières manquent ou sont tout au plus très rudimentaires. Chez les Elasmobranches elles sont mieux développées, et la membrane nictitante existe fréquemment. Cette dernière se rencontre ordinairement aussi chez les Amphibiens. La plupart des Sauropsidiens sont pourvus des trois paupières; mais chez les Mammifères la membrane nictitante est rudimentaire.

Chez beaucoup de Mammifères, les deux paupières s'affrontent pendant une certaine période de la vie embryonnaire et s'unissent au devant de

l'œil. Cette disposition persiste pendant la vie tout entière chez les Ophidiens et quelques Lacertiens, et, entre les deux paupières fusionnées et la face antérieure de la cornée, il se forme une chambre dans laquelle s'ouvrent les conduits lacrymaux.

Glandes lacrymales. — On rencontre des glandes lacrymales chez les Sauropsidiens et les Mammifères. Elles naissent (Remak, Kölliker) sous la forme de bourgeons centripètes solides de l'épithélium conjonctival. Elles apparaissent au huitième jour chez le Poulet.

Conduit lacrymal. — Le conduit lacrymal se montre d'abord chez les Amphibiens et se rencontre chez tous les Vertébrés plus élevés. Born (nos 380 et 381) en a récemment et très complètement observé le mode de développement chez les Amphibiens, les Lacertiens et les Oiseaux.

D'après Born, le conduit lacrymal naît, chez les Amphibiens, comme une bandelette solide de la couche muqueuse de l'épiderme, qui, de l'orifice externe de la cavité nasale, s'étend en arrière vers l'œil. Elle apparaît ordinairement vers l'époque où la capsule nasale commence à devenir cartilagineuse. A mesure que cette bandelette se prolonge graduellement en arrière jusqu'à l'œil, son extrémité antérieure se sépare de l'épiderme et s'avance vers l'intérieur dans le mésoblaste, pour se mettre en continuité avec la partie postérieure du sac nasal. L'extrémité postérieure adjacente à l'œil se divise en deux branches qui formeront les deux canaux collecteurs de l'adulte. Finalement, toute cette formation se sépare de la peau, excepté à son orifice externe, et une lumière s'y développe.

Chez les Lacertiens, le canal lacrymal naît à peu près de la même manière que chez les Amphibiens, bien que son développement ultérieur soit un peu différent. Il apparaît sous la forme d'un bourrelet épithélial interne, au point de jonction du prolongement ou bourgeon maxillaire supérieur avec le repli qui doit constituer la paupière inférieure. Une excroissance solide de ce bourrelet traverse le mésoblaste sur le bord supérieur du prolongement maxillaire et va rencontrer la paroi de la cavité nasale, avec l'épithélium de laquelle elle devient continue. A une époque plus avancée, une seconde excroissance solide de la partie supérieure du bourrelet épithélial traverse la paupière inférieure et s'unit à l'épithélium interne de cette paupière; et encore plus tard, un troisième bourgeon, issu de la partie inférieure de cette formation, établit une seconde liaison avec l'épithélium de la paupière. Les deux dernières excroissances deviennent les deux branches supérieures du conduit lacrymal. A ce moment, le bourrelet perd ses connexions avec le tégument externe; il se creuse d'un canal et forme le conduit lacrymal. Il s'ouvre en deux points de la face interne de la paupière et se termine à l'extrémité opposée, en débouchant dans la cavité nasale. Comme Born l'a montré, il est remarquable que le bourrelet épithélial primitif ne donne directement naissance qu'à une partie relativement faible du conduit tout entier.

Le conduit lacrymal se forme, chez le Poulet, d'une bandelette épidermique pleine qui s'étend depuis l'œil à la fosse nasale, en suivant la direction du sillon appelé lacrymal (fig. 128). A la fin du sixième jour, elle commence à s'isoler de l'épiderme, tout en y restant unie cependant à la face interne de la paupière inférieure. Après s'être séparée de l'épiderme, elle

forme un cordon plein, dont l'extrémité inférieure s'unit à la paroi de la fosse nasale, et qui donne naissance au conduit proprement dit tout entier et à la branche inférieure du canal collecteur. Une excroissance du cordon forme la branche supérieure de ce canal. Au douzième jour de l'incubation, une lumière commence à s'y développer, en commençant par l'extrémité nasale; et elle est due à la formation d'un vide entre les cellules du cordon, et non à la résorption de ses cellules centrales.

Kölliker rapporte que, chez les Mammifères, il n'a rien pu observer de semblable à ce que Born a décrit chez les Sauropsidiens et les Amphibiens, et il se range à l'ancienne manière de voir, d'abord mise en avant par Coste, que le conduit lacrymal se constitue par la fermeture d'un sillon allant de l'œil à la fossette olfactive et situé entre le prolongement nasal externe et le prolongement maxillaire supérieur. L'extrémité supérieure du conduit se dilate en un sac d'où partent deux branches qui vont s'ouvrir sur les papilles lacrymales. Eu égard à la découverte de Born, les données de Kölliker ne doivent être acceptées qu'avec réserve.

Œil des Tuniciers.

L'œil impair de la larve des Ascidies simples est situé sur la paroi dorsale de la vésicule céphalique antérieure, un peu à droite de la

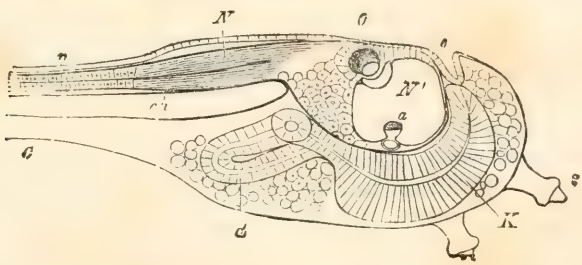


Fig. 312. — Larve d'*Ascidia mentula* (emprunté à Gegenbaur, d'après Kupffer) (*).

partie postérieure (fig. 312, O). Il se compose d'une portion réfringente tournée vers la cavité de la vésicule cérébrale et d'une portion rétinienne formée par une partie de la paroi du cerveau. Les milieux réfringents consistent en un ménisque convexe-concave en avant, et une lentille sphérique en arrière, adjacente à la face concave du ménisque. La partie postérieure de cette lentille est entourée d'une couche de pigment. La rétine est formée de cellules columnaires dont les extrémités internes plongent dans le pigment qui enveloppe la partie postérieure de la lentille. La portion rétinienne de l'œil se

(*) La partie antérieure de la queue est seule représentée. — N', renflement antérieur du tube neural. — N, renflement antérieur de la portion médullaire du tube neural. — *n*, portion postérieure du tube neural. — *ch*, notochorde. — K, région branchiale de la cavité digestive. — *d*, regions œsophagienne et gastrique de la cavité digestive. — O, œil. — *a*, otolithe. — *o*, bouche. — *s*, papille de fixation.

montre au début comme une proéminence de la paroi de la vésicule cérébrale; ses cellules deviennent très columnaires et pigmentées à leurs extrémités internes (fig. 8 V, *a*). La lentille se développe plus tard, après la naissance de la larve; mais son mode de formation n'a pas été observé.

Considérations générales sur l'œil des Chordata.

Il n'est guère douteux que l'œil des Tuniciers n'appartienne au même phylum que celui des Vertébrés proprement dits, quelque différents qu'ils soient entre eux. On peut en dire autant de l'œil dégénéré et tout à fait rudimentaire de l'*Amphioxus*.

Le caractère principal de l'œil de tous les Chordata consiste en ce que la rétine dérive d'une partie des parois de l'encéphale. Comment expliquer cette remarquable particularité de l'œil des Chordata?

Lankester, interprétant l'œil d'après la structure qu'il offre chez les Tuniciers, a émis cette intéressante hypothèse (1), « que le Vertébré originel a dû être un animal transparent, et qu'il a dû avoir dans l'intérieur de l'encéphale un œil ou une paire d'yeux semblables à celui du têtard d'Ascidie. »

Cette interprétation est peut-être exacte; mais une autre me paraît possible, et je suis porté à croire que l'œil des Vertébrés ne dérive pas de celui des Ascidiens, mais que ce dernier est une forme dégénérée du premier.

Le fait que la rétine dérive du cerveau antérieur peut s'expliquer peut-être de la même manière que nous avons déjà essayé de le faire pour le cas de la rétine des Crustacés, en supposant que l'œil et cette partie de l'encéphale se sont développés simultanément.

Le processus particulier qui se présente dans la formation de la vésicule optique est plus difficile à concevoir, et je ne puis que suggérer l'idée que le développement de la vésicule optique primaire et sa transformation en une coupe optique sont dus à ce que la portion rétinienne de l'œil s'est trouvée comprise dans l'invagination qui a donné naissance au canal du système nerveux central. Cette hypothèse explique d'une manière satisfaisante la situation des bâtonnets et des cônes sur la face postérieure de la rétine, par la raison que cette face, comme on peut facilement le voir sur la figure 301, est la surface externe primitive de l'épiderme qui s'est invaginée au moment de la formation de l'encéphale; de sorte que, ainsi qu'on pouvait le prévoir, la position occupée par les bâtonnets et les cônes est morphologiquement la surface externe de l'épiblaste de la rétine.

Mais les obstacles à cette manière de voir surgissent, si l'on essaye d'expliquer comment l'œil a pu continuer à remplir ses fonctions pendant les changements graduels de position que la rétine doit avoir subis en s'invaginant avec l'encéphale suivant la manière indiquée. Cependant, si les degrés successifs dans la marche de cette involution étaient suffisamment rapprochés, il ne me semble pas impossible que l'œil ait pu continuer à fonctionner pendant toute la période de transformation, et une transparence des tissus

(1) *Degeneration*. London, 1880, p. 49.

telle que la suppose Lankester peut avoir contribué à rendre ce fait possible.

La difficulté de savoir comment l'œil a pu continuer ses fonctions tout en éprouvant dans sa forme des modifications remarquables, se retrouve dans la manière de voir de Lankester; car si, comme je le suppose, il part de l'œil du têtard des Ascidies avec sa lentille tournée *vers* la cavité du cerveau, il doit nécessairement admettre qu'une nouvelle lentille ainsi que les autres parties optiques de l'œil se sont développées sur le *côté opposé* à la lentille primitive ; et il est difficile de comprendre un pareil changement, à moins de supposer que les milieux réfringents fonctionnaient simultanément de part et d'autre. On doit remarquer qu'on se heurte à la même difficulté en supposant, comme je l'ai fait, que l'œil du têtard d'Ascidie dérive de celui d'un Vertébré. J'admettrais volontiers cependant que, dans ce cas, l'œil a perdu ses fonctions pendant une certaine période, et qu'ensuite il s'est développé de nouveau dans quelques formes larvaires. Ses caractères n'ont rien de constant chez les Tuniciers.

Yeux accessoires chez les Vertébrés.

Outre les yeux pairs des Vertébrés, on rencontre, dans la peau de quelques Téléostéens vivant dans les eaux très profondes, certains organes qui, bien qu'ils ne soient pas d'une manière évidente de véritables organes de vision, offrent cependant des caractères qui indiquent qu'ils peuvent servir à la perception de la lumière. Les plus importants de ces organes s'observent chez les *Chauliodus*, les Stomias, etc. ; la signification en a d'abord été indiquée par Leuckart, tandis que les détails de leur structure ont été récemment décrits par Leydig (1) et Ussow. Ils sont distribués non seulement dans la peau, mais on en trouve aussi dans la bouche et dans la chambre respiratoire, ce qui semble indiquer que leur principale fonction doit être autre qne la perception de la lumière. On a supposé aussi que ce sont des organes de phosphorescence.

Un autre organe, probablement de même nature, se trouve sur la tête du *Scopelus*.

Chez les *Chauliodus*, ces organes sont des corps sphériques ou presque sphériques, revêtus d'une enveloppe particulière. Les plus gros, les seuls qui puissent avoir quelque relation avec la vision, sont recouverts de pigment, excepté sur leur face externe. Ils contiennent dans leur intérieur deux masses appelées par Leuckart la lentille et le corps vitré. D'après Leydig, chacune de ces masses a une structure cellulaire et reçoit un nerf dont la destination dernière n'a cependant pas été observée. Suivant Ussow, la masse antérieure est dépourvue de structure, mais elle sert de support à un cristallin situé au centre de l'œil et formé d'une série de cônes cristallins qui se prolongent en fibres ; celles-ci divergent dans la partie postérieure de l'œil et se terminent

(1) F. Leydig, Ueber Nebenaugen d. Chauliodus Sloani (*Archiv f. Anat. und Phys.*), 1879. — M. Ussow, Ueb. d. Bau d. augenahnlichen Flicken einiger Knochenfische (*Bull. de la Soc. des naturalistes de Moscou*, vol. LIV, 1879). Pour une description générale et d'autres indications bibliographiques, voyez Günther, *The study of Fishes*. Edinburgh, 1880.

en s'unissant avec les prolongements de cellules multipolaires situées près de l'enveloppe de pigment. Ussow considère ces cellules avec les fibres des cônes cristallins qui s'y rendent comme constituant une rétine.

Œil des Mollusques.

(362) N. Bobretsky. Observations on the development of the Cephalopoda (en russe). *Nachrichten d. kaiserlichen Gesell. d. Freunde der Naturwiss. Anthropolog. Ethnogr. bei d. Universität Moskau*.

(363) H. Grenacher. Zur Entwicklungsgeschichte d. Cephalopoden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd XXIV. 1874).

(364) V. Hensen. Ueber d. Auge einiger Cephalopoden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, vol. XV. 1865).

(365) E. L. Lankester. Observations on the development of the Cephalopoda (*Quart. I. of Micr. Science*, vol. XV. 1875).

(366) C. Semper. *Ueber Sehorgane von Typus d. Wirbelthieraugen.* Wiesbaden, 1877.

Œil des Arthropodes.

(367) N. Bobretzky. *Development of Astacus and Palaemon.* Kiew. 1873.

(368) A. Dohrn. Untersuchungen üb. Bau u. Entwicklung d. Arthropoden. Palinurus und Scyllarus (*Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. XX. 1870, p. 264 et suivantes).

(369) E. Claparède. Morphologie d. zusammengesetzten Auges bei den Arthropoden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd X. 1860).

(370) H. Grenacher. *Untersuchungen üb. d. Sehorgane d. Arthropoden.* Göttingen, 1879.

Œil des Vertébrés.

(371) J. Arnold. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges*, Heidelberg, 1874.

(372) Babuchin. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte des Auges (*Würzburger naturwissenschaftliche Zeitschrift*, Bd VIII).

(373) L. Kessler. *Zur Entwicklung d. Auges d. Wirbelthiere.* Leipzig, 1877.

(374) N. Lieberkühn. *Ueber das Auge des Wirbelthierembryo.* Cassel, 1872.

(375) N. Lieberkühn. Beitrage z. Anat. d. embryonalen Auges (*Archiv f. Anat. und Phys.*, 1879).

(376) L. Löwe. Beitrage zur Anatomie des Auges et Die Histogenese der Retina (*Archiv f. mikr. Anat.*, vol. XV. 1878).

(377) V. Mihalkovies. Untersuchungen über den Kamm des Vogelauges (*Archiv f. mikr. Anat.*, vol. IX. 1873).

(378) W. Mueller. Ueber die Stammesentwickelung des Sehorgans der Wirbelthiere (*Festgabe Carl Ludwig.* Leipzig, 1874).

(379) S. L. Schenk. Zur Entwickelungsgeschichte des Auges der Fische (*Wiener Sitzungsberichte*, Bd. LV, 1867).

Organes accessoires de l'œil des Vertébrés.

(380) G. Born. Die Nasenhöhlen u. d. Thränennasengang d. Amphibien (*Morphologisches Jahrbuch*, Bd II. 1876).

(381) G. Born. Die Nasenhöhlen u. d. Thränennasengang d. amnioten Wirbelthiere. I. Lacertilia, II. Aves (*Morphologisches Jahrbuch*, Bd V. 1879).

Œil des Tuniciers.

(382) A. Kowalevski. Weitere Studien üb. d. Entwicklung. d. einfachen Ascidien (*Archiv f. mikr. Anat.*, vol. VII, 1871).

(383) C. Kupffer, Zur Entwicklung d. einfachen Ascidien (*Archiv f. mikr. Anat.*, vol. VII, 1872).

CHAPITRE XVII.

ORGANE AUDITIF, ORGANE OLFACTIF ET ORGANES SENSORIELS DE LA LIGNE LATÉRALE.

Organes de l'audition.

On range ordinairement parmi les organes de l'audition une grande variété d'organes très répandus parmi les formes aquatiques, et que l'on rencontre aussi, quoique moins universellement, chez les formes terrestres.

Chez toutes les formes aquatiques, ou chez celles qui ont directement acquis par hérédité des formes aquatiques leurs organes d'audition, ces organes sont construits sur un type commun, bien que dans la plupart des cas les organes auditifs des divers groupes n'aient entre eux aucune relation génétique. Ils tirent constamment leur origine de parties de l'épiderme qui offrent des caractères spéciaux. Dans une région spéciale, quelques cellules acquièrent à leur extrémité libre des soies particulières appelées soies auditives, tandis que dans d'autres cellules il se forme des concrétions connues sous le nom d'otolithes, qui souvent paraissent suffisamment mobiles pour être excitées par les vibrations du milieu ambiant, et sont placées de manière à pouvoir à leur tour transmettre leurs vibrations aux cellules pourvues de soies auditives (1). Les régions auditives de l'épiderme sont ordinairement isolées de la surface tégumentaire et enfermées dans des sacs spéciaux.

L'hypothèse que ces organes servent réellement à l'audition est sans doute exacte le plus souvent; mais il me semble très possible que dans quelques cas leur fonction soit de permettre aux animaux qui en sont pourvus de découvrir, dans leur voisinage, la présence d'autres animaux au moyen des ondulations déterminées dans l'eau par les mouvements natatoires de ces derniers.

Des organes auditifs ayant les caractères indiqués ci-dessus, ouverts parfois librement dans le milieu ambiant, mais plus souvent fermés, se rencontrent chez divers Cœlentérés, Vers et Crustacés, et chez tous ou presque tous les Mollusques et les Vertébrés.

(1) Le rôle des otolithes n'est pas toujours évident. On a la preuve qu'ils agissent parfois comme sourdine.

Un type différent d'organe auditif a été rencontré chez beaucoup d'Insectes terrestres et consiste en une partie du tégument modifiée de manière à former un tympan, ou tambour, supporté sur ses bords par un anneau chitineux. Les vibrations déterminées dans le tympan membraneux excitent les organes nerveux terminaux qui se rendent aux extrémités de prolongements chitineux situés dans la cavité que ferme, en dehors, la membrane tympanique.

Le tympan des Amphibiens et des Amniotes est un organe accessoire qui s'est ajouté, chez les Vertébrés terrestres, à un organe auditif primitivement adapté à la vie aquatique ; et il est intéressant de remarquer l'existence d'une membrane plus ou moins semblable dans les deux grands groupes de formes terrestres, les Vertébrés terrestres et les Insectes.

On ne connaît rien du mode de développement ou de l'évolution du type tympanique d'organe auditif que l'on rencontre chez les Insectes, et, excepté chez les Vertébrés, on ne sait que peu de chose relativement au développement de ce que l'on peut appeler le type vésiculaire d'organe auditif, qui s'observe chez les formes aquatiques. Cependant, quelques faits très intéressants sur l'évolution de ces organes ont été mis en lumière par les frères Hertwig, dans leurs recherches sur les Cœlentérés ; et je me propose de commencer l'histoire du développement des organes de l'audition dans le règne animal, par un exposé rapide des résultats auxquels ils sont arrivés.

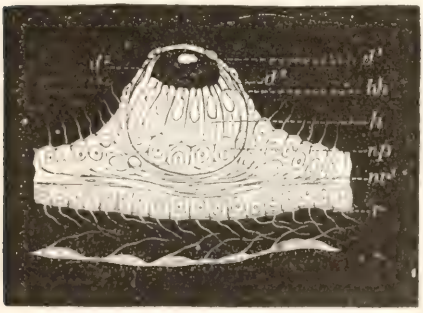


Fig. 313. — Vésicule auditive de *Phialidium* traitée par l'acide osmique étendu (empruntée à Lankester, d'après O. et R. Hertwig) (*).

Cœlentérés. — Trois types différents d'organe auditif ont été reconnus chez les Méduses ; deux d'entre eux sont dus à une différenciation d'un organe en forme de tentacule, l'autre provient de cellules ectodermiques à la surface inférieure du vélum. Nous pouvons commencer par le dernier, comme étant le plus simple. On le rencontre chez les Méduses appelées Vésiculates.

La forme la moins différenciée de cet organe a jusqu'ici été rencontrée chez les *Mitrotrocha*, les *Tiaropsis*, et autres genres voisins. Il a la forme d'une fossette ouverte, et il existe, le long du bord du vélum

(*) d^1, épithélium de la face supérieure du voile. — d^2, épithélium de sa face inférieure. — r, canal circulaire du bord du voile. — nd^1, anneau nerveux supérieur. — h, cellules auditives. — hh, soies auditives. — np, coussinet nerveux formé par un renflement de l'anneau nerveux inférieur. Tout près de l'anneau nerveux on voit une cellule figurée en noir qui renferme un otolithe.

fixé à l'ombrelle, une rangée de ces organes, avec leur orifice tourné en bas. La plupart des cellules qui tapissent la face externe ou périphérique de la fossette contiennent un otolithe, tandis que sur la face interne ou centrale se trouve une rangée de cellules auditives modifiées. Les cellules auditives ont à peu près la forme d'une languette, dont l'extrémité interne est en continuité avec les fibres de l'anneau nerveux inférieur, et dont l'extrémité libre est munie de soies auditives recourbées, qui s'appuient sur la face convexe des cellules à otolithes.

Un type plus compliqué d'organe auditif, que l'on rencontre chez beaucoup de Vésiculates, particulièrement chez les *Æquorea*, les *Octorchis*, les *Phialidium*, etc., résulte de la transformation de fossettes ouvertes en vésicules closes. Une de ces vésicules se voit dans la figure 313. De tels organes forment des saillies à la surface supérieure du vélum. Ils sont recouverts par une couche épithéliale (d^1), dépendant de la surface supérieure du vélum ; mais le revêtement de la vésicule (d^2) faisait primitivement partie de l'épithélium de la surface inférieure du vélum ; il en dérive, et il est l'homologue de celui qui tapisse les fossettes ouvertes dans le type déjà décrit. La disposition générale des cellules de revêtement est la même pour les vésicules fermées que pour les fossettes ouvertes.

Un second type d'organe auditif se rencontre chez les Trachyméduses et semble, dans sa forme la plus simple, n'être qu'un tentacule modifié. Il se compose d'une portion basilaire recouverte de cellules auditives pourvues de soies auditives longues et rigides, et supportant à son sommet un corps en forme de massue qui lui est fixé par un pédoncule grêle. Un axe endodermique parcourt toute cette formation, et dans une ou plusieurs des cellules endodermiques du corps claviforme se trouvent constamment des otolithes. Les prolongements des cellules auditives se continuent directement dans l'anneau nerveux supérieur.

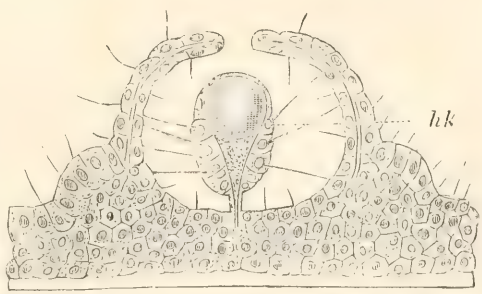


Fig. 314. — Organe auditif de *Rhopalonema* (empruntée à Lankester, d'après O. et R. Hertwig) (*).

Dans des formes plus compliquées de cet organe, le tentacule est contenu dans une sorte de coupe produite par une saillie en forme de muraille des parties environnantes (fig. 314) ; et chez quelques Mé-

(*) L'organe consiste en un tentacule modifié (*hk*) pourvu de cellules auditives ainsi que de concrétions, et enfermé en partie dans une cupule.

duses, par exemple les *Geryonia*, l'ensemble de l'organe, par suite de la fermeture de la coupe, prend la forme d'une vésicule complètement close, dans la cavité de laquelle le tentacule primitif constitue une saillie supportant un otolithe.

Les organes auditifs que l'on rencontre chez les Méduses acraspèdes se rapprochent sous beaucoup de rapports du type observé chez les Trachyméduses. Ce sont des organes tentaculiformes situés dans des gouttières sur la face inférieure du disque; ils sont renflés à leur extrémité et sont pourvus d'un axe endodermique, qui contient dans la moitié de sa longueur un diverticule du système gastro-vasculaire. La partie terminale de l'endoderme est pleine et renferme des concrétions calcaires. Les cellules ectodermiques situées à la base de ces organes ont la forme de cellules auditives.

Mollusques. — Chez presque tous les Mollusques, on trouve, sur la face ventrale du corps, des vésicules auditives immédiatement superposées aux ganglions pédieux. Excepté peut-être chez quelques Céphalopodes, ces vésicules sont closes. Elles contiennent des otolithes libres, supportés par les cils des parois du sac ; mais en outre, quelques cellules de ce dernier sont munies de soies auditives rigides.

Chez beaucoup de formes, on a vu ces sacs naître d'une invagination de l'épiblaste du pied (Paludine, *Nassa*, Hétéropodes, *Limax*, *Clio*, Céphalopodes et Lamellibranches). Dans d'autres cas (quelques Ptéropodes, Lymnée, etc.), par suite d'une modification secondaire du développement, ils paraissent dus à une différenciation d'une masse épiblastique pleine.

Chez les Gastéropodes, d'après Fol, les otocystes sont formés par des cellules de la paroi des sacs auditifs, et il paraît en être de même chez les Céphalopodes (Grenacher) (1); d'où il résulte que, dans ces cas, les otolithes libres proviennent de ceux qui étaient primitivement contenus dans des cellules.

Crustacés. — Chez les Crustacés décapodes, il existe ordinairement, sur l'article basilaire des antennes antérieures, des organes que l'expérience a démontré être de véritables organes d'audition. Ils ont (Hensen, n° 384) la forme de sacs clos ou ouverts, doublés par une invagination de l'épiderme et sont pourvus de soies auditives chitineuses et d'otolithes libres. Dans les sacs ouverts, les otolithes paraissent être simplement des grains de sable venus du dehors ; mais dans les sacs clos, ils se sont sans aucun doute développés dans l'intérieur de ces sacs, bien qu'ils y soient libres.

Les Schizopodes, qui sont remarquables, ainsi que nous l'avons dit dans le chapitre précédent, en ce qu'ils renferment un genre (*Euphausia*) dont les yeux occupent une situation anormale, se distinguent encore par leurs orga-

(1) Pour les détails un peu plus compliqués sur le développement des sacs auditifs chez les Céphalopodes, je dois renvoyer le lecteur au premier volume, p. 259 et 260 et à Grenacher (vol. I, n° 280).

nes d'audition, puisqu'un autre genre (*Mysis*) est caractérisé par la présence d'une paire de sacs auditifs sur les lames internes de la queue. Ces sacs possèdent des soies auditives recourbées supportant un otolithe à leur extrémité.

Le développement des organes auditifs des Crustacés n'a pas été étudié.

Vertébrés. — Les Céphalochorda sont dépourvus d'organe auditif et, chez les Urochorda, cet organe est disposé sur un type spécial propre à ce groupe. Les organes auditifs primitifs des Vertébrés proprement dits offrent les mêmes caractères fondamentaux que ceux de la plupart des Invertébrés aquatiques. Ils consistent en une vésicule formée par une invagination d'une petite portion d'épiblaste, qui est ordinairement sans communication avec l'extérieur, mais qui parfois (Élasmobranches) reste ouverte. Les parois de cette vésicule ont toujours une disposition très compliquée, et dans sa cavité se trouvent des otolithes de formes diverses. Chez le plus grand nombre des Vertébrés terrestres, des formations accessoires, dérivées des parois de la fente hyo-mandibulaire, s'ajoutent à cette vésicule.

Le développement de la vésicule auditive proprement dite et celui de ces formations accessoires seront examinés séparément.

Chez tous les Vertébrés, le développement de la vésicule auditive débute par la formation d'un épaississement de l'épiblaste de chaque côté du cerveau postérieur, au niveau de la deuxième fente viscérale. Bientôt cet épaississement s'invagine et prend la forme d'une fossette (fig. 315, *aup*), sur le côté interne de laquelle s'applique étroitement le ganglion du nerf auditif (*aun*), qu'on a vu dans un chapitre précédent être primitivement une branche de la septième paire.

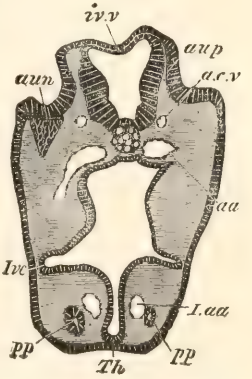


Fig. 315. — Coupe transversale de la tête d'un embryon d'Élasmobranche, prise au niveau de l'involution auditive (*).

Chez ces Vertébrés (Teléostéens, *Lepidosteus* et Amphibiens) où l'épiblaste se divise de bonne heure en une couche nerveuse et une couche épidermique, la fossette auditive se forme par une invagination de la couche nerveuse seulement, et son orifice est toujours fermé (fig. 316) par la couche épidermique de la peau. Cet orifice restant ouvert pendant toute la vie chez les Élasmobranches, le type de fossette close dans les formes précitées est évidemment secondaire.

(*) *aup*, fossette auditive. — *aun*, ganglion du nerf auditif. — *iv.v*, voûte du quatrième ventricule. — *a.c.v*, veine cardinale antérieure. — *aa*, aorte. — *I.aa*, racine aortique de l'arc mandibulaire. — *pp*, cavité céphalique de cet arc. — *Ivc*, poche pharyngienne qui formera la première fente viscérale. — *Th*, rudiment du corps thyroïde.

Chez les Téléostéens, la fossette auditive naît comme une invagination solide de l'épiblaste.

L'orifice de la vésicule auditive se rétrécit graduellement et se ferme bientôt chez la plupart des Vertébrés, bien qu'il reste ouvert d'une manière permanente chez les Élasmobranches. Dans tous les cas, la vésicule s'éloigne peu à peu de la surface, à laquelle elle reste rattachée par un conduit allongé qui s'ouvre sur le côté dorsal de la tête (Élasmobranches), ou se termine par une extrémité aveugle immédiatement sous la peau.

Chez tous les Vertébrés, la vésicule auditive subit ultérieurement des transformations d'une nature compliquée. Elles sont plus simples chez les Cyclostomes que dans les autres groupes, bien qu'on ignore si ce fait dépend d'une dégénérescence, ou de la persistance d'un état primitif de l'organe auditif. Chez la Lamproie, la vésicule auditive se forme à la manière ordinaire, par une invagination épiblastique qui prend bientôt une forme vésiculaire et conserve pendant longtemps un caractère de simplicité. Comme l'a signalé Max Schultze, de nombreux otolithes se montrent dans la vésicule pendant la vie larvaire, et bien que J. Müller les considère comme manquant à la fois chez l'Ammocète complètement développée et chez l'adulte, ils ont été retrouvés depuis par Ketel (n° 387). On n'a pas étudié le mode de formation des deux canaux semi-circulaires.

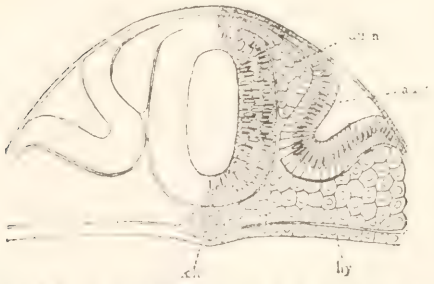


Fig. 316. — Coupe transversale de la tête d'un embryon de *Lepidosteus* au sixième jour après la fécondation (*)

Chez tous les Vertébrés supérieurs, le sac auditif subit des modifications plus compliquées. L'extrémité ventrale se continue en une courte saillie (fig. 317, *CC*), tandis que l'extrémité opposée présente un prolongement en forme de canal de la cavité du sac (*RL*) ; ce prolongement dérive du conduit qui, primitivement, s'ouvrait à l'extérieur et qui, dans la plupart des cas, persiste sous la forme d'un diverticule aveugle du sac auditif connu sous le nom de *recessus labyrinthi* ou *aquæductus vestibuli*. Des parties qui viennent d'être indiquées dérive tout le labyrinthe membraneux de l'oreille. La vésicule proprement dite devient l'utricule et les canaux semi-circulaires, tandis que son prolongement ventral forme le *sacculus hemisphæricus* et le canal cochléaire.

La formation de ces parties a été très complètement étudiée chez

* *aw.v*, vésicule auditive. — *aw.n*, nerf auditif. — *ch*, notochorde. — *hy*, hypoblaste.

les Mammifères, où elles atteignent le plus haut degré de complexité, et il y aura avantage à en décrire le développement dans ce groupe, tout en indiquant comment elles offrent, pendant quelques stades de leur évolution, une forme qui se conserve d'une manière permanente dans des types inférieurs.

Chez les Mammifères, la vésicule auditive est tout d'abord presque sphérique et elle est plongée dans le mésoblaste de chaque côté du cerveau postérieur. Bientôt elle prend sur une coupe la forme d'un triangle dont le sommet est dirigé en dedans et en bas. Ce sommet s'allonge graduellement pour former le rudiment du canal cochléaire

Fig. 317. — Coupe menée par le cerveau postérieur d'un embryon de Poulet de la fin du troisième jour (*).

et le *sacculus hemisphæricus* (fig. 318, *CC*). En même temps le récessus du labyrinthe (*R.L*) apparaît distinctement, et la paroi externe du corps de la vésicule pousse deux protubérances qui constituent les rudiments des canaux semi-circulaires verticaux (*V.B*). Chez les Vertébrés inférieurs (fig. 321), le prolongement cochléaire du vestibule atteint à peine un degré plus élevé de développement que celui que l'on rencontre à ce stade chez les Mammifères.

Ainsi ébauchées, les parties du labyrinthe deviennent bientôt plus distinctes (fig. 319) ; le canal cochléaire *CC* s'allonge, se recourbe, et sa face interne concave est doublée par une épaisse couche d'épiblaste à

(*) *IV*, quatrième ventricule ; la coupe montre la minceur du toit et l'épaisseur des parois latérales de ce ventricule. — *Ch*, notochorde. — *CV*, veine cardinale antérieure. — *CC*, vésicule auditive invaginée. (*CC* indique le point qui va former le canal cochléaire.) — *RL*, récessus du labyrinthe (reste du passage qui faisait communiquer la vésicule avec l'extérieur). — *hy*, hypoblaste tapissant le canal digestif. — *AO*, *AOA*, aorte et arc aortique.

cellules columnaires. Le récessus du labyrinthe croît aussi en longueur, et immédiatement au-dessous du point où se trouvent les deux soulèvements qui constitueront les canaux circulaires verticaux, il se forme une nouvelle protubérance pour le canal semi-circulaire horizontal. En même temps les parois de ces soulèvements en forme de replis aplatis, rudiments des canaux verticaux, se soudent dans leur partie moyenne, oblitérant la partie correspondante de la cavité, mais laissant un canal à la périphérie ; et après la résorption de leurs parties centrales, chacun de ces soulèvements primitivement simples des

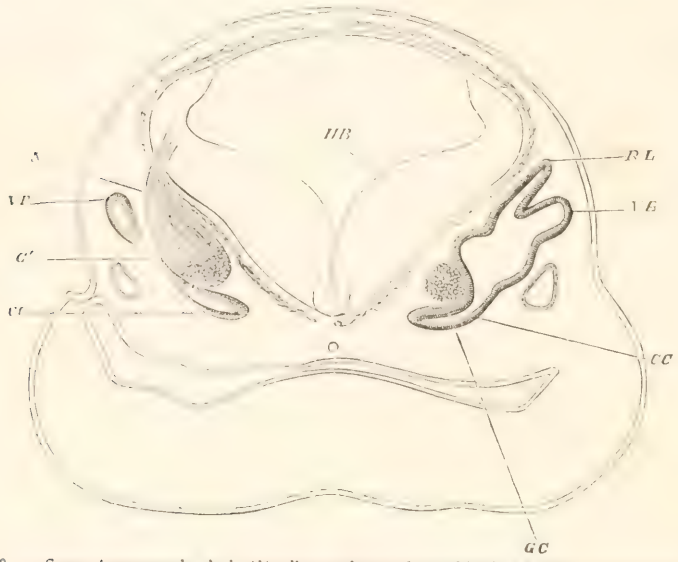


Fig. 318. — Coupe transversale de la tête d'un embryon de Brebis de 16 mm. de longueur, prise dans la région du cerveau postérieur (d'après Böttcher) (*).

parois de la vésicule se convertit en un canal semi-circulaire proprement dit, ouvert à ses deux extrémités dans la vésicule auditive. Les canaux verticaux se constituent d'abord, et ensuite le canal horizontal.

Peu après la formation du rudiment du canal semi-circulaire horizontal, une légère saillie se montre sur le côté interne de la base du canal cochléaire. Un étranglement se forme de chaque côté de cette saillie, et la convertit en une proéminence hémisphérique très accusée, le *sacculus hemisphæricus* (fig. 320, *S. B*).

(*) *HB*, cerveau postérieur.

La coupe est menée un peu obliquement ; d'où il résulte que tandis que l'on voit du côté droit les connexions du récessus du vestibule *R.L*, du rudiment du canal semi-circulaire vertical *V.B* et du canal cochléaire *CC*, avec la cavité de la vésicule auditive primaire, le côté gauche ne montre que la terminaison du canal cochléaire *CC* et du canal semi-circulaire *V.B*.

Contre la face interne de la vésicule auditive se voit le ganglion cochléaire *GC* ; le côté gauche de la figure montre le nerf auditif *G* et ses rapports *N* avec le cerveau postérieur.

Au-dessous de la vésicule auditive se trouve, de chaque côté, la veine jugulaire.

L'étranglement est si profond que le *sacculus* ne communique d'un côté avec le canal cochléaire, de l'autre avec la cavité générale de la vésicule auditive, que par un canal court et étroit.

De ces deux canaux, le premier (fig. 320, *b*) est le *canalis reuniens*. Nous pouvons appeler *utriculus*, à ce stade, le reste de la cavité de la vésicule auditive primitive, dans lequel s'ouvrent toutes les parties mentionnées ci-dessus.

Bientôt après la formation du *sacculus hemisphæricus*, le canal co-

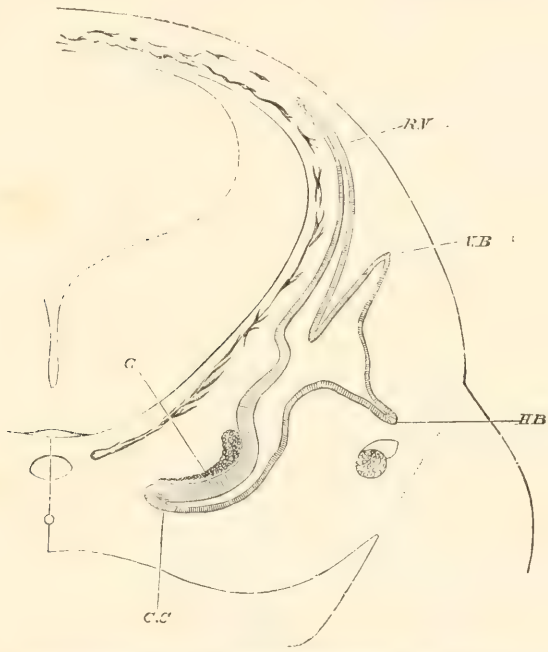


Fig. 319. — Coupe transversale de la tête d'un embryon de Brebis de 20 mm. de longueur (d'après Böttcher) (*).

chléaire et les canaux semi-circulaires s'enveloppent de cartilage; toutefois, le récessus du labyrinthe reste encore entouré de mésoblaste non différencié.

Entre le cartilage et les parties qu'il enveloppe, persiste une certaine quantité de tissu conjonctif indifférent, plus abondant autour du canal cochléaire qu'autour des canaux semi-circulaires.

Aussitôt après avoir acquis une enveloppe particulière de tissu conjonctif, les canaux semi-circulaires commencent à se dilater à une de leurs extrémités pour former les ampoules. A peu près à la même époque apparaît, en face de l'orifice du récessus du labyrinthe, un

(*) *R.V*, récessus du labyrinthe. — *V.B*, canal semi-circulaire vertical. — *HB*. canal semi-circulaire horizontal. — *C.C*, canal cochléaire. — *G*, ganglion cochléaire.

étranglement qui le divise en deux branches, dont l'une se dirige vers l'utricule, l'autre vers le saccule ; et les rapports de ces parties entre elles sont modifiés au point que la communication entre le saccule et l'utricule ne peut avoir lieu que par l'orifice du récessus du labyrinthe (fig. 324).

Lorsque le canal cochléaire a acquis deux tours et demi de spire, l'épi-

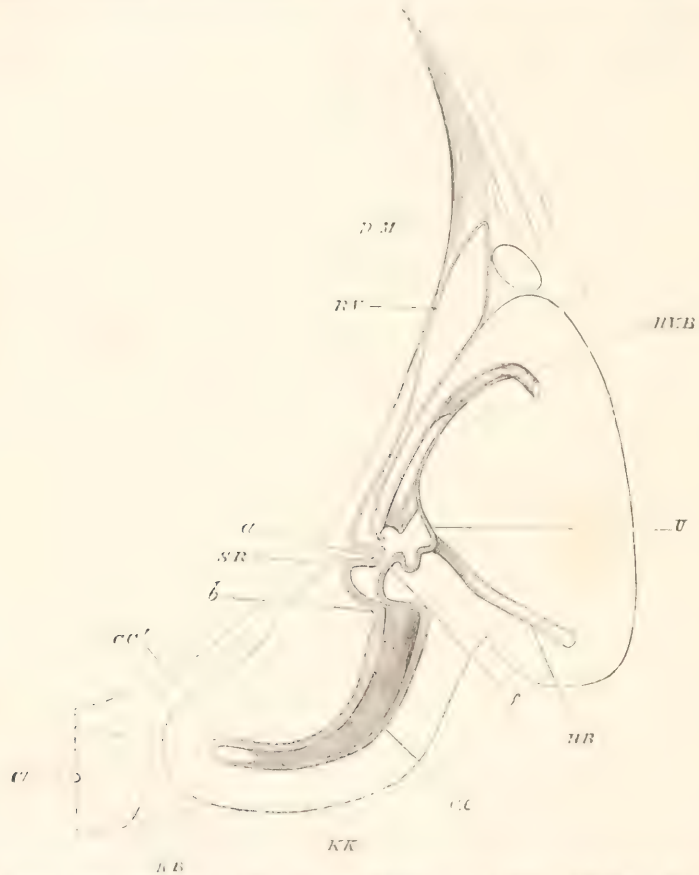


FIG. 325. — Coupe transversale de l'oreille interne d'un embryon de Brebis de 28 mm. de longueur (d'après Böttcher) (*).

thélium épaissi qui en tapisse la paroi inférieure forme un double bourrelet, aux dépens duquel se développera dans la suite l'*organe de Corti*. Au-dessus de ce bourrelet apparaît une mince membrane cuticulaire, la

(*) *D.M.* dure-mère. — *R.V.*, récessus du labyrinthe. — *H.V.B.* canal semi-circulaire vertical postérieur. — *U*, utricule. — *H.B.*, canal semi-circulaire horizontal. — *b*, *canalis reuniens*. — *a*, étranglement de l'utricule. — *S.B.*, formation du *sacculus hemisphaericus S.B.* — *f*, étroit passage de ce dernier dans l'utricule. — *C.C.*, limaçon. — *C.C.*, sa cavité. — *K.K.*, sa capsule cartilagineuse. — *K.B.*, plaque basilaire. — *Ch.*, notochorde.

membrane de Corti ou *membrana tectoria* (membrane de recouvrement).

Les parois épithéliales de l'utricule, du récessus du labyrinthe, des canaux semi-circulaires et du canal cochléaire constituent ensemble le produit très compliqué de la vésicule auditive primitive. Toute cette formation représente une cavité close de toutes parts, dont les diverses parties communiquent librement entre elles. Le liquide contenu chez l'adulte dans cette cavité se nomme endolymphe.

Dans le mésoblaste situé entre ces parties et le cartilage qui les enveloppe à cette période, naissent des espaces lymphatiques dont le développement n'est que partiel chez les Sauropsidiens, mais qui deviennent, chez les Mammifères, des formations très importantes.

Elles se composent, chez ces derniers, en partie d'un espace entourant l'utricule et les canaux semi-circulaires, et en partie de deux canaux bien définis qui entourent la plus grande partie du canal cochléaire. Ces canaux forment, au-dessus de ce canal, la *scala vestibuli* (rampe vestibulaire), et au-dessous, la *scala tympani* (rampe tympanique). La rampe vestibulaire communique librement avec la cavité lymphatique qui entoure le vestibule, et elle s'ouvre au sommet de la cochlée dans la rampe tympanique. Celle-ci se termine en cul-de-sac à la *fenestra rotunda* (fenêtre ronde).

Le liquide contenu dans les deux rampes et dans les autres cavités lymphatiques du labyrinthe auditif est appelé *périlymphe*.

Les cavités dont nous venons de parler se forment par la résorption de certaines parties du tissu muqueux embryonnaire compris entre le périchondre et les parois du labyrinthe membraneux.

La rampe vestibulaire se constitue avant la rampe tympanique, et le développement commence pour chacune d'elles à la base du limaçon. Par une résorption graduelle du mésoblaste, leurs cavités se prolongent en avant d'une manière continue vers le sommet du canal cochléaire. Les deux rampes sont tout d'abord assez étroites; mais elles augmentent bientôt en dimensions et en netteté.

Le canal cochléaire, que l'on désigne souvent sous le nom de rampe moyenne du limaçon (*scala media*), se trouve comprimé par suite de la formation des rampes, de sorte qu'il prend, sur une coupe, la forme d'un triangle dont la base est tournée en dehors. Cette base n'est séparée du cartilage environnant que par une bande étroite de mésoblaste condensé qui devient la *stria vascularis* (strie vasculaire), etc. A l'angle opposé à la base, le canal est uni au cartilage par un isthme étroit de substance condensée qui renferme des nerfs et des vaisseaux. Cet isthme formera plus tard la *lamina spiralis* (lame spirale), qui sépare la rampe vestibulaire de la rampe tympanique.

La rampe vestibulaire est située sur le côté supérieur du canal cochléaire, dont la sépare une très mince couche de mésoblaste revêtue, du côté du canal, de cellules épiblastiques aplaties. C'est là

la *membrane de Reissner*. La rampe tympanique se trouve séparée de ce même canal par une lame mésoblastique plus épaisse, la *membrane basilaire*, qui supporte l'organe de Corti et l'épithélium adjacent. A son extrémité supérieure, le canal cochléaire se termine en un cul-de-sac, la *cupola* (coupole), que pendant quelque temps les rampes n'atteignent pas. Cet état est permanent chez les Oiseaux, où la coupole est représentée par une formation connue sous le nom de *lagena* (lagénule) (fig. 321, II. *L*). Dans la suite, les deux rampes se réunissent à l'extrémité du canal cochléaire ; toutefois, le sommet de la coupole reste encore en contact avec l'os qui s'est substitué au

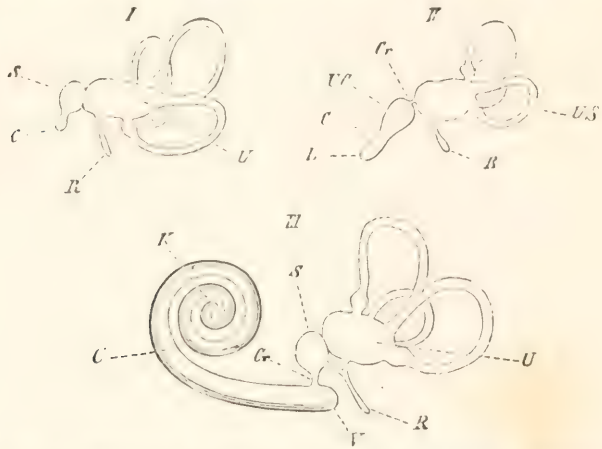


Fig. 321. — Diagrammes du labyrinthe membraneux (empruntée à Gegenbaur) (*).

cartilage ; mais, à une époque encore plus avancée, la rampe vestibulaire s'étend davantage tout autour et sépare la coupole du tissu osseux adjacent.

L'ossification des parties qui circonscrivent l'oreille interne est d'abord limitée au cartilage ; mais, dans la suite, elle gagne l'épais périoste interposé entre le cartilage et l'oreille interne et finit par envahir la lame spirale, etc.

Organe de Corti. — De l'épithélium du canal cochléaire dérive, chez les Mammifères, un organe très remarquable, l'*organe de Corti*, dont le développement est assez important pour mériter une courte description. Afin de faciliter l'intelligence de ce développement, je décrirai brièvement l'organe à l'état adulte.

Le canal cochléaire est limité par trois parois, dont l'externe est la paroi

(*) I. Poisson. — II. Oiseau. — III. Mammifère. — *U*, utricule. — *S*, saccule. — *US*, utricule et saccule. — *Cr*, *canalis reuniens*. — *R*, récessus du labyrinthe. — *UC*, commencement du limaçon. — *C*, canal cochléaire. — *L*, lagenule. — *K*, coupole formant le sommet du canal cochléaire. — *V*, cæcum du vestibule du canal cochléaire.

osseuse du limaçon. La membrane de Reissner le sépare de la rampe vestibulaire, et la membrane basilaire, de la rampe tympanique. La membrane de Reissner s'étend du bord de la lame spirale au ligament spiral, qui est une simple expansion du tissu conjonctif dont est doublé le limaçon osseux.

La lame spirale se prolonge en deux lèvres, le *labium tympanicum* (lèvre tympanique) et le *labium vestibulare* (lèvre vestibulaire); c'est sur la première, qui est en même temps la plus longue, que se fixe la membrane basilaire. La lèvre tympanique est perforée le long de son insertion sur la membrane basilaire, pour livrer passage aux fibres nerveuses, et cette région est appelée l'*habenula perforata* (bandelette perforée).

La lèvre vestibulaire, qui tire son nom de sa situation, est plus courte que la précédente et émet en haut de nombreuses dents mousses. Une membrane élastique, la *membrana tectoria* (membrane de recouvrement ou de Corti), naît en partie de la lèvre vestibulaire, près de l'insertion interne de la membrane de Reissner, d'où elle se dirige vers la paroi externe de la cochlée. Sur la membrane basilaire repose l'*organe de Corti*.

Considérons pour le moment une coupe transversale du canal cochléaire de l'épaisseur d'une seule cellule ; nous trouverons alors que l'organe de Corti consiste en une partie centrale composée de deux baguettes de forme particulière qui, en bas, sont largement écartées, mais qui se touchent en haut : ce sont les *piliers* ou *fibres de Corti*. Sur leur côté externe, c'est-à-dire sur le côté qui regarde la paroi osseuse du canal, est la *membrana reticularis* (membrane réticulée), qui se dirige du pilier interne vers la paroi osseuse du canal. Sur cette membrane se fixent, par leurs extrémités supérieures, trois cellules (quatre chez l'homme), qui s'appuient par leurs extrémités inférieures sur la membrane basilaire ; pourvues de soies auditives, elles portent le nom de *cellules ciliées externes*, et elles alternent avec trois autres cellules, les *cellules de Deiters*. Entre celles-ci et l'insertion externe de la membrane basilaire se trouve une série de cellules dont la hauteur décroît graduellement de dedans en dehors. En dedans des fibres de Corti est une cellule ciliée, puis des cellules modifiées d'une manière particulière, qui remplissent l'intervalle compris entre les deux lèvres de la lame spirale (ou le sillon spiral interne).

Il ne sera pas nécessaire de nous étendre sur le développement des lèvres tympanique et vestibulaire.

La dernière se forme par bourgeonnement du tissu conjonctif qui se fusionne avec les cellules épithéliales et s'insinue entre elles. Les cellules épithéliales qui en revêtent le bord supérieur (vestibulaire) se transforment et deviennent les *dents auditives* ou *dents de la première rangée de Corti*.

La lèvre tympanique résulte de la coalescence de la couche du tissu connectif qui sépare la rampe tympanique du canal cochléaire, avec une partie du tissu connectif de la lame spirale. Ces deux couches sont d'abord séparées, et les fibres nerveuses qui se rendent à l'organe de Corti passent entre elles ; mais dans la suite elles se fusionnent, et la région par laquelle y pénètrent les fibres nerveuses constitue la bandelette perforée.

L'organe de Corti lui-même dérive des cellules épiblastiques qui tapissent le canal cochléaire, et consiste au début en deux bourrelets ou saillies épithéliales. Du plus épais de ces bourrelets se forment les cellules situées au

côté interne de l'organe de Corti : du plus petit, les piliers avec les cellules ciliées internes et externes, et les cellules de Deiters.

Ces deux bourrelets se composent d'abord de simples cellules épithéliales allongées formant une seule assise. Le plus petit est le premier à se modifier. Celles de ses cellules qui confinent à l'autre bourrelet acquièrent des soies auditives à leurs extrémités libres et forment la rangée des cellules ciliées internes ; les cellules de la rangée suivante se fixent par une large base à la membrane basilaire, et donnent naissance aux fibres internes et externes de Corti.

En dehors de ces dernières viennent plusieurs rangées de cellules qui adhèrent entre elles de manière à former une masse compacte dont la section est quadrangulaire. Cette masse se compose de trois cellules supérieures avec des noyaux situés au même niveau, qui forment les cellules ciliées externes et se terminent en haut par des soies auditives, et de trois cellules inférieures qui deviennent les cellules de Deiters. Au delà, les cellules passent graduellement aux cellules épithéliales cubiques ordinaires.

Comme nous venons de le dire, les cellules de la seconde rangée reposent par une large base sur la membrane basilaire et deviennent les fibres de Corti. La base de ces cellules s'accroît rapidement, et des modifications importantes surviennent dans la constitution des cellules elles-mêmes.

Le noyau de chaque cellule se divise de manière qu'il se forme deux ou parfois trois noyaux situés l'un à côté de l'autre près de la base de la cellule. En dehors des noyaux, et de chaque côté, apparaît une bande cuticulaire fibreuse. Les deux bandes s'étendent de la base au sommet de la cellule, où elles se rencontrent, bien qu'à la base elles soient très écartées l'une de l'autre. Entre les deux bandes fibreuses, le reste du contenu de la cellule devient granuleux et se résorbe bientôt en grande partie, laissant entre ces bandes un espace d'abord arrondi et ensuite triangulaire. Entourés par une faible quantité de substance granuleuse, les deux noyaux viennent se placer chacun à l'un des angles formés par les bandes fibreuses et la membrane basilaire.

Par suite de changements qui n'exigent pas une description détaillée, les deux bandes fibreuses se transforment en les fibres de Corti, et leurs extrémités supérieures émettent en dehors les prolongements que ces fibres présentent à l'état adulte.

Chaque paire de fibres de Corti doit donc (Böttcher) être considérée comme le produit d'une seule cellule, et les noyaux plongés dans la masse granuleuse comprise entre ces fibres sont simplement les restes des deux noyaux résultant de la division du noyau primitif de la cellule (1). Le plus grand bourrelet n'a en majeure partie qu'une existence transitoire, et après avoir été la partie la plus apparente de l'organe de Corti, il finit par être beaucoup moins important que le plus petit. Ses cellules éprouvent une dégénérescence partielle, de sorte que l'épithélium de l'espace compris entre les deux lèvres de la lame spirale, qui dérive de ce bourrelet, consiste à la fin en une assise unique de cellules courtes et larges. Toutefois, dans le voisinage im-

(1) On ne voit pas bien, d'après la description de Böttcher, comment il se fait que les fibres internes de Corti soient plus nombreuses que les externes.

médiat des cellules ciliées internes, une ou deux des cellules précédentes sont très allongées.

La membrane réticulée est une formation cuticulaire dérivée des parties auxquelles elle adhère.

Organes accessoires de l'appareil auditif chez les Vertébrés terrestres.

Chez tous les Amphibiens, les Sauropsidiens et les Mammifères, à l'exception des Urodèles et de quelques Anoures et Reptiles, la première fente viscérale ou hyo-mandibulaire entre en relation étroite avec les organes de l'ouïe, et de cette fente, ainsi que des parties adjacentes, se forment la caisse du tympan, la trompe d'Eustache, la membrane du tympan et le *meatus auditorius externus* (conduit auditif externe). La membrane du tympan reçoit de l'air extérieur les vibrations sonores, qui sont transmises par un seul osselet, ou par une chaîne d'osselets auditifs, aux liquides contenus dans le labyrinthe auditif proprement dit.

L'addition à l'appareil de l'ouïe d'une membrane tympanique destinée à recevoir les vibrations sonores aériennes est un cas intéressant de l'adaptation aux conditions de l'audition dans l'air, d'un organe disposé originellement pour l'audition dans l'eau ; et, comme nous l'avons déjà fait remarquer, l'analogie entre cette membrane et la membrane tympanique de quelques Insectes est également frappante.

Relativement au développement des parties ci-dessus mentionnées, beaucoup de points restent entourés d'obscurité ; de plus, il n'a été étudié avec soin que chez les Oiseaux et les Mammifères.

La trompe d'Eustache et la caisse du tympan paraissent dériver de la portion interne de la première fente viscérale ou hyo-mandibulaire, dont l'orifice externe ne tarde pas à s'oblitérer. D'après Kölliker, la caisse du tympan est simplement un prolongement dirigé en haut et en arrière, de la portion moyenne et interne de cette fente ; tandis que Moldenhauer (n° 392) la fait provenir, si je le comprends bien, d'un prolongement d'une cavité qu'il appelle le *sulcus tubo-tympanicus*, qui dérive, ainsi que la gouttière du pharynx, dans laquelle il s'ouvre, de l'orifice interne de la première fente viscérale ; et d'après Moldenhauer, la plus grande partie de la fente primitive s'atrophie.

Le conduit auditif externe se développe dans la région un peu déprimée où s'est effectuée la fermeture de la première fente viscérale. Il résulte en partie de ce que le tissu qui entoure cette dépression s'élève en forme de muraille, et Moldenhauer croit que c'est en cela que consiste tout le processus. D'après Kölliker, cependant, l'extrémité en cul-de-sac du conduit s'avance en réalité en dedans vers la cavité tympanique.

La membrane du tympan dérive du tissu qui sépare le conduit auditif externe de la cavité tympanique. Ce tissu est manifestement constitué par un épithélium hypoblastique en dedans, un épithélium épiblastique en dehors, et entre eux une couche de mésoblaste; de ces trois couches naissent celles en même nombre qui forment cette membrane chez l'adulte. Pendant la plus grande partie de la vie fœtale, elle est relativement très épaisse, et sa structure n'offre qu'une faible ressemblance avec celle de l'état adulte.

Dans le voisinage de la caisse du tympan, une prolifération des cellules de tissu conjonctif détermine, chez les Mammifères, l'oblitération complète ou presque complète de cette cavité pendant la vie fœtale.

La cavité tympanique est limitée en dedans par le revêtement osseux de l'oreille interne ; mais en un point appelé la *fenestra ovalis* (fenêtre ovale), l'os fait défaut chez les Amphibiens, les Sauropsidiens et les Mammifères, et se trouve remplacé par une membrane ; on observe en même temps, chez les Mammifères et les Sauropsidiens, un second orifice, la *fenestra rotunda* (fenêtre ronde).

Ces deux fenêtres apparaissent de bonne heure ; mais on ne sait pas d'une manière certaine si elles sont dues à une résorption du cartilage ou à la non chondrification d'une petite portion de la paroi. La supérieure, ou la fenêtre ovale, encadre la base d'un osselet connu, chez les Sauropsidiens et les Amphibiens, sous le nom de *columella* (culumelle). La partie principale de la columelle consiste en une tige que Parker regarde comme dérivant d'une partie du squelette des arcs viscéraux, et dont la nature sera discutée à propos du squelette, tandis que la base, qui forme l'étrier, semble provenir de la paroi cartilagineuse périotique.

Chez tous les Amphibiens et les Sauropsidiens pourvus d'une cavité tympanique, la tige de la columelle s'étend jusqu'à la membrane du tympan ; elle s'y fixe par son extrémité externe, et elle a pour fonction de transmettre les vibrations de cette membrane au liquide contenu dans l'oreille interne. Chez les Mammifères, l'étrier ne se fixe pas directement par une tige à la membrane du tympan, et entre cette membrane et l'étrier se trouvent deux osselets auditifs additionnels dérivés de certaines parties du squelette des arcs viscéraux. Ces osselets portent les noms de marteau (*malleus*) et d'enclume (*incus*), et la chaîne formée par ces trois osselets tient lieu, physiologiquement, de l'osselet unique des formes inférieures.

Ces osselets sont d'abord plongés dans le tissu conjonctif distribué dans le voisinage de la cavité tympanique ; mais lorsque celle-ci a achevé son développement, ils semblent situés dans son intérieur, bien que, en réalité, ils soient compris dans la muqueuse qui la tapisse.

La fenêtre ovale est en rapport immédiat avec la paroi de l'utricule, tandis que la fenêtre ronde touche à la rampe tympanique.

D'après ses recherches sur l'embryologie du Cochon, Hunt (n° 391) croit que « la trompe d'Eustache et le conduit auditif externe sont des involutions, la première de la muqueuse du pharynx, le second du tégument, » tandis que la « membrane du tympan est due à ce que la trompe d'Eustache s'applique sur l'extrémité du conduit. » Urbantschitsch est aussi d'avis que la première fente viscérale ne prend aucune part à la formation de la cavité tympanique et de la trompe d'Eustache, et que ces parties dérivent de diverticules latéraux de la cavité orale.

Si les vues de Hunt et de Urbantschitsch étaient exactes, l'évolution des parties accessoires de l'oreille s'expliquerait difficilement d'après les principes de Darwin ; et la doctrine reçue, proposée primitivement par Huschke (n° 389), d'après laquelle ces organes sont dus à une « modification fonctionnelle » de parties de la première fente viscérale, peut être acceptée sans hésitation, tant qu'on n'aura pas à lui opposer des faits plus concluants que ceux qui ont été produits jusqu'ici.

Tuniciers. — L'organe auditif des Tuniciers (fig. 322) est situé sur la paroi inférieure de la vésicule antérieure de l'encéphale. Il se com-

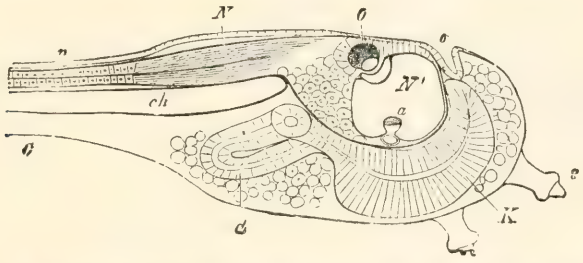


Fig. 322. — Larve d'*Ascidia mentula* (empruntée à Gegenbaur, d'après Kupffer) (*).

pose de deux parties : 1° d'une proéminence formée par les cellules du plancher du cerveau et constituant une crête acoustique (*crista acustica*) ; 2° d'un otolithe qui fait saillie dans la cavité du cerveau et qui est fixé à la crête par de fines soies.

La crête acoustique est formée de cellules cylindriques très délicates, et dans sa partie la plus saillante se trouve une vésicule à contenu clair. L'otolithe est un corps ovalaire, dont la moitié dorsale est pigmentée, tandis que la moitié ventrale est claire et douée d'un pouvoir réfringent considérable ; il se balance au sommet de la crête.

(*) La partie antérieure de la queue est seule représentée. — N', renflement antérieur du tube neural. — N, renflement antérieur de la portion médullaire du tube neural. — *n*, portion postérieure du tube neural. — *ch*, notochorde. — K, région branchiale de la cavité digestive. — *d*, région œsophagienne et gastrique de la cavité digestive. — O, œil. — *a*, otolithe. — *o*, bouche. — *s*, papille de fixation.

La crête acoustique semble dériver des cellules de la partie inférieure de la vésicule cérébrale antérieure ; mais l'otolithe se forme d'une cellule unique sur le côté dorsal droit du cerveau. Cette cellule commence par faire saillie dans la cavité cérébrale, et son extrémité libre se couvre de pigment. Elle s'avance graduellement en dedans jusqu'à former une saillie sphérique qui se projette dans la cavité cérébrale, à la paroi de laquelle elle est fixée par un pédoncule. En même temps elle parcourt (suivant un mode encore incomplètement élucidé) le côté droit de la vésicule cérébrale et finit par atteindre le sommet de la crête, qui s'est développée dans l'intervalle.

L'organe auditif des Ascidies simples peut difficilement se comparer à celui des autres Chordata, et il s'est très probablement développé primitivement dans le phylum des Tuniciers.

Invertébrés.

(384) V. Hensen. Studien üb. d. Gehörorgan d. Decapoden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIII. 1863).

(385) O. and R. Hertwig. *Das Nervensystem u. d. Sinnesorgane d. Medusen.* Leipzig, 1878.

Vertébrés.

(386) A. Boettcher. Bau u. Entwicklung d. Schnecke (*Denkschriften d. kaiserl. Leop. Carol. Akad. d. Wissenschaft.*, XXXV).

(387) C. Hasse. *Die vergleich. Morphologie u. Histologie d. häutigen Gehörorgane d. Wirbelthiere.* Leipzig, 1873.

(388) E. Hensen. Zur Morphologie d. Schnecke (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIII. 1863).

(389) E. Huschke. Ueb. d. erste Bildungsgeschichte d. Auges u. Ohres beim bebrüteten Küchlein (*Isis von Oken.* 1831, et *Meckel's Archiv*, VI).

(390) Reissner. *De Auris internæ formatione* (*Inaug. Diss.* Dorpat, 1851).

Parties accessoires de l'oreille des Vertébrés.

(391) David Hunt. A comparative sketch of the development of the ear and eye in the Pig (*Transactions of the international otological Congress*, 1876).

(392) W. Moldenhauer. Zur Entwick. d. mittleren u. ausseren Ohres (*Morphol. Jahrbuch*, III. 1877).

(393) V. Urbantschitsch. Ueb. d. erste Anlage d. Mittelohres u. d. Trommelfelles (*Mittheil. a. d. embryol. Instit. Wien*, I. 1887).

Organe de l'olfaction.

On a décrit, sous l'épithète d'organes olfactifs, de nombreux organes sensoriels chez les Invertébrés. Chez les animaux aquatiques, ils ont souvent la forme de fossettes ou de gouttières ciliées, tandis que chez les Insectes et les Crustacés, on regarde ordinairement comme organes de l'odorat des soies délicates et d'autres formations portées par les antennes. Mais ce que nous savons de tous ces organes est tellement vague qu'il est inutile d'en parler ici plus longuement.

On rencontre ordinairement chez les Chordata des organes olfactifs bien développés.

La question de savoir quels sont, chez les Urochorda (Tuniciers), les organes qui méritent cette appellation (si toutefois il y en a) est encore indécise. Il est très possible que l'organe situé sur le côté dorsal de l'orifice du sac respiratoire remplisse une fonction olfactive ; mais il n'est certainement pas l'homologue des fossettes olfactives des Vertébrés proprement dits, tandis qu'il l'est peut-être du corps pituitaire, ainsi que nous l'avons mentionné précédemment (p. 402).

Chez les Céphalochorda (*Amphioxus*), il existe, sur le côté gauche de la tête, une fossette ciliée peu profonde découverte par Kölliker, qui est en connexion intime avec un prolongement particulier de l'extrémité antérieure du cerveau, et qui est très probablement l'homologue des fossettes olfactives des Vertébrés proprement dits.

Chez ceux-ci, l'organe de l'olfaction affecte ordinairement la forme d'une paire de fossettes ; cependant l'organe est impair chez les Cyclostomes.

Partout où il existe deux fossettes olfactives, elles consistent en une paire d'épaississements de l'épiblaste situés sur le côté inférieur du cerveau antérieur, immédiatement en avant de la bouche (fig. 323, *ol*). Bientôt chacun de ces épaississements épiblastiques s'invagine et forme une petite fossette (fig. 324, *N*) tapissée par des cellules qui deviennent l'épithélium olfactif ou de Schneider. L'étendue de la surface de cet épithélium s'accroît d'ordinaire considérablement par suite de la formation de divers replis, qui, chez les Élasmobranches, naissent de très bonne heure et sont disposés symétriquement de chaque côté de la ligne médiane, d'où ils s'écartent

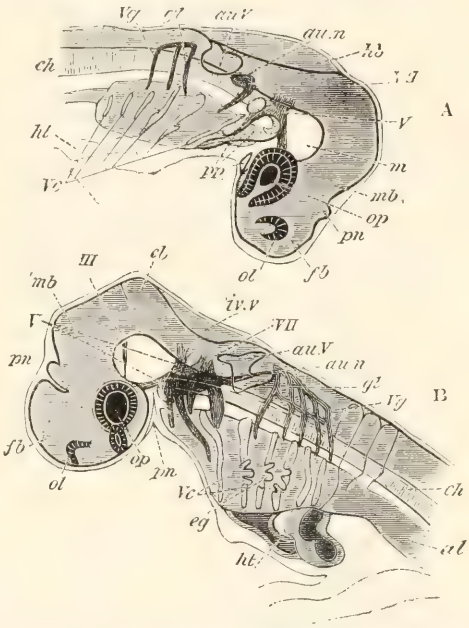


Fig. 323. — Têtes d'embryons d'Élasmobranches à deux stades vues par transparence (*).

(*) A, embryon de *Pristiurus* au même stade que celui de la figure 34 F. — B, embryon de *Scyllium* un peu plus avancé.

III, V, VII, nerfs de la troisième, de la cinquième et de la septième paire. — *au.n*, nerf acoustique. — *gl*, nerf glosso-pharyngien. — *Vg*, nerf vague. — *fb*, cerveau antérieur. — *pn*, glande pinéale. — *mb*, cerveau moyen. — *hb*, cerveau postérieur. — *iv.v*, quatrième ventricule. — *cb*, cervelet. — *ol*, fossette olfactive. — *op*, œil. — *au.V*, vésicule auditive. — *m*, mésoblaste de la base du cerveau. — *ch*, notochorde. — *ht*, cœur. — *Vc*, fentes viscérales. — *eg*, branchies externes. — *pp*, cavités céphaliques.

comme les barbes d'une plume. Dans la suite, ils deviennent très accusés (fig. 325) et augmentent considérablement l'étendue de la surface de l'épithélium olfactif. A un stade très précoce du développement, le nerf olfactif s'unit aux cellules olfactives.

L'organe olfactif naît, chez la Lamproie, comme un épaississement épiblastique *impair* qui forme, dans les larves nouvellement écloses, une fossette peu profonde située sur le côté ventral de la tête, immédiatement en avant de la bouche. Cette fossette s'approfondit rapidement et s'étend bientôt en arrière presque jusqu'à l'infundibulum (fig. 326, *ol*). Par suite du développement de la lèvre supérieure, l'orifice de la fossette olfactive se porte peu à peu sur la face dorsale de la tête, en même temps qu'il se rétrécit et se garnit de cils (fig. 54, *ol.*). Dans son ensemble, l'organe constitue un sac allongé, et dans les stades ultérieurs, il se divise presque en deux moitiés par un repli médian.

Il est probable que, chez la Lamproie, l'imparité de l'organe olfactif résulte de la fusion de deux fossettes en une seule. Rien, il est vrai, dans le premier développement, ne prouve qu'il en soit ainsi ; mais dans les stades plus avancés, la division du sac en deux moitiés par un repli médian peut être considérée comme un indice de sa nature paire.

Chez la Myxine, l'organe olfactif communique avec la cavité buccale à travers le palais ; mais cette communication, qui semble d'une autre nature que celle que l'on observe chez les types supérieurs entre les fosses nasales et cette cavité par les narines postérieures, on en ignore encore la signification.

L'orifice de la fossette olfactive ne conserve pas ses caractères embryonnaires. Chez les Élasmobranches et les Chimères, les téguments forment autour de lui un rebord saillant qui manque souvent du côté de la bouche, d'où résulte une gouttière qui se dirige de la fossette nasale vers l'angle de l'orifice buccal. La gouttière est ordinairement étranglée le long de sa ligne médiane, de sorte que l'orifice primitivement simple du sac nasal se divise presque en deux. Chez les Téléostéens et les Ganoïdes, la division de l'orifice nasal en deux parties est complète ; mais l'orifice ventral est en général reporté à quelque distance de la bouche et vient se placer, par suite de l'extension du museau, sur la face supé-

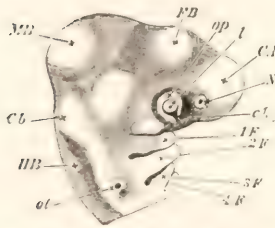


Fig. 324. — Vue de profil de la tête d'un embryon de Poulet du troisième jour, par réflexion (préparation à l'acide chromique) (*).

* *CH*, hémisphères cérébraux. — *FB*, vésicule du troisième ventricule. — *MB*, cerveau moyen. *Cb*, cervelet. — *HB*, moelle allongée. — *N*, fossette nasale. — *ol*, vésicule auditive à l'état de fossette dont l'orifice n'est pas encore fermé. — *op*, vésicule optique avec le cristallin *l*, et la fente choroïdienne, *ch f*. La fente choroïdienne, quoique formée entièrement au-dessous de l'épiblaste superficiel, est distinctement visible à l'extérieur.

1F, premier arc viscéral au-dessus duquel on voit une légère indication du bourgeon maxillaire supérieur.

2 3 4F, second, troisième et quatrième arcs viscéraux avec les fentes viscérales intermédiaires.

rieure de la tête (fig. 61 et 75). Il est probable que, dans tous ces cas, l'orifice dorsal du sac nasal est l'homologue des narines externes ; le ventral, des arrière-narines des types supérieurs. Ces dernières sembleraient donc, en fait, représentées chez tous les Poissons par la partie ventrale de l'orifice de la fossette nasale primitive, qui touche au bord de la bouche (beaucoup d'Elasmobranches) ou qui en est complètement séparée (Téléostéens et Ganoïdes). Chez les Dipnoïques, les Amphibiens et tous les types supérieurs de Vertébrés, la région orale s'étend de manière à entourer les narines postérieures, et chaque fosse nasale se trouve pourvue de deux orifices, l'un situé à l'extérieur de la cavité buccale, les narines externes, l'autre dans son intérieur, les narines internes ou postérieures (arrière-narines). Chez les Dipnoïques, les deux orifices sont très semblables à ceux que l'on observe chez les Ganoïdes et les Téléostéens ; mais ils s'ouvrent tous les deux sur la face inférieure de la tête, l'interne ou postérieur dans la cavité buccale, l'antérieur si près du bord externe de la lèvre supérieure que quelques naturalistes l'ont considéré comme étant situé aussi dans l'intérieur de la bouche.

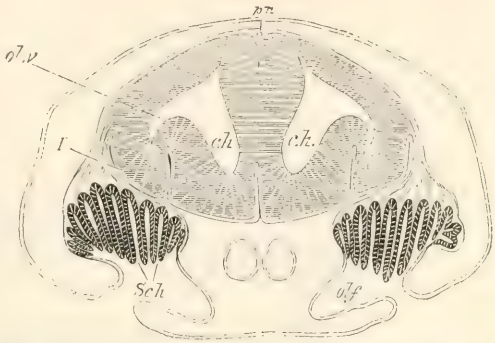


Fig. 325. — Coupe du cerveau et de l'organe olfactif d'un embryon de *Scyllium* (modifiée d'après les figures de Marshall et les miennes) (*).

Les fosses nasales n'ont originellement, chez tous les types supérieurs de Vertébrés, qu'un seul orifice, et le processus ontogénique par lequel l'orifice nasal postérieur prend naissance a été étudié chez les Amniotes et les Amphibiens. Parmi les premiers, nous pouvons prendre pour type le Poulet, où le processus se présente sous une forme très simple. Les traits généraux en ont d'abord été décrits par Kölliker.

L'orifice de la fosse nasale s'entoure d'un rebord saillant, excepté du côté tourné vers la bouche où il se forme, par suite, une sorte de sillon peu profond allant de la fossette nasale à l'orifice buccal. Le rebord dont est garni l'orifice de la fossette se prolonge ensuite le long des côtés du sillon, en particulier de l'interne, en même temps que le prolongement ou bourgeon maxillaire supérieur s'étend en avant de manière à en limiter la partie inférieure du bord externe. Conjointe-

(*) *ch*, hémisphères cérébraux. — *ol.v*, vésicule olfactive. — *olf*, fossette olfactive. — *Sch*, replis de Schneider. — *I*, nerf olfactif. La ligne indicatrice a été par erreur prolongée jusqu'au cerveau. — *pn*, glande pinéale.

ment avec le bourgeon maxillaire supérieur, les rebords interne et externe limitent un sillon profond qui relie à la bouche l'orifice primitif de la fossette nasale. Le processus qui vient d'être décrit est représenté dans la fig. 327 A, où l'on peut voir que le rebord qui limite en dedans le sillon forme le bord latéral du bourgeon fronto-nasal (*k*).

Au sixième jour (Born, 394), les bords du sillon s'unissent suivant sa ligne moyenne et le transforment en un canal ouvert à ses deux extrémités ; les orifices ventraux des canaux de chaque côté sont situés immédiatement en dedans du bord oral et forment les narines postérieures, tandis que les orifices externes constituent les narines antérieures. La partie supérieure du canal et la fossette nasale primitive sont seules tapissées par l'épithélium olfactif ; le reste de la

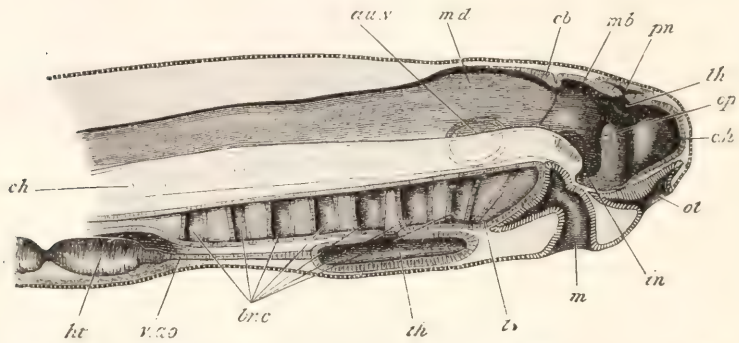


Fig. 326. — Coupe verticale diagrammatique de la tête d'une larve de *Petromyzon* longue de 4mm 8, trois jours après l'éclosion.

Les vésicules optique et auditive sont supposées vues au travers des tissus (*).

cavité nasale est revêtu d'un épithélium épiblastique indifférent. Les narines postérieures éprouvent dans la suite d'autres transformations qui seront décrites dans le chapitre traitant de la bouche.

Le mode général de formation des narines antérieures et des postérieures chez les Mammifères est le même que chez les Oiseaux ; mais, ainsi que l'ont montré Dursy et Kölliker, un diverticule de la paroi interne du canal se développe de bonne heure entre les deux orifices ; il se sépare des narines postérieures, s'ouvre par un orifice particulier dans la cavité buccale et devient l'organe de Jacobson. Les rapports généraux de cet organe complètement développé se voient dans la figure 328.

* *cl*, hémisphère cérébral. — *th*, couche optique. — *in*, infundibulum. — *pn*, glande pinéale. — *mb*, cerveau moyen. — *cb*, cervelet. — *md*, moelle allongée. — *au.v*, vésicule auditive. — *op*, vésicule optique. — *ol*, fossette olfactive. — *m*, bouche. — *br.c*, poches branchiales. — *th*, involution thyroïde. — *ht*, ventricule du cœur. — *v.ao*, aorte ventrale. — *ch*, notochorde.

Chez les Lacertiens, la formation des narines postérieures diffère en quelques points de celle qu'on observe chez les Oiseaux (Born). Il se forme un sillon allant de la fossette nasale primitive à la bouche, limité en dedans par le bord renflé du bourgeon fronto-nasal et en dehors par un bourgeon nasal externe ; mais le bourgeon maxillaire supérieur ne contribue pas à le circonscrire. Sur le côté interne de la partie la plus étroite de ce sillon, se développe un grand diverticule latéral tapissé par un prolongement de l'épithélium de Schneider et qui forme le rudiment de l'organe de Jacobson. Le sillon nasal continue à croître en longueur ; mais bientôt il se convertit en un canal par la réunion du bourgeon nasal externe au bourgeon fronto-

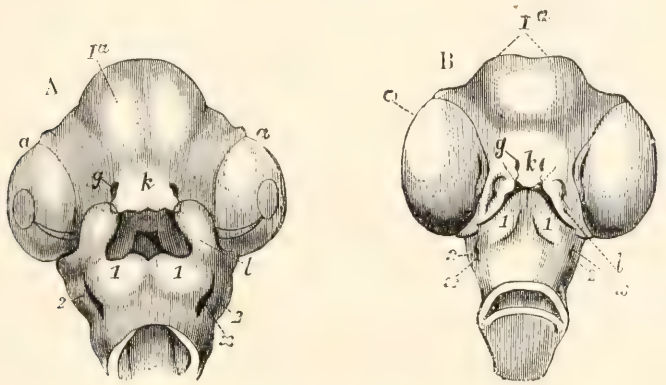


Fig. 327. — Têtes d'embryons de Poulet vues par la face inférieure au sixième et au septième jour de l'incubation (empruntée à Huxley) (*).

nasal. Ce canal est ouvert à ses deux extrémités : à l'extrémité dorsale se trouve l'orifice primitif de la fossette nasale, et son orifice ventral s'ouvre dans la cavité buccale et représente les narines postérieures primitives. Le bourgeon maxillaire supérieur ne tarde pas à s'étendre en dedans, au-dessous de la partie postérieure du conduit nasal et contribue à en former la paroi inférieure. Ce prolongement interne du bourgeon maxillaire supérieur est le rudiment de la voûte palatine.

En même temps que le sillon nasal se transforme en un conduit fermé, l'orifice par lequel s'y ouvrait l'organe de Jacobson cesse d'être visible, et à une période ultérieure cet organe n'a plus aucune communication avec les

(*) I^a, vésicules cérébrales. — a, œil dans lequel les restes de la fente choroïdienne peuvent encore se voir en A. — g, fossettes nasales. — K, prolongement ou bourgeon fronto-nasal. — l, bourgeon maxillaire supérieur. — 1, bourgeon maxillaire inférieur ou premier arc viscéral. — 2, second arc viscéral. — x, première fente viscérale.

En A, la cavité buccale se montre limitée par le bourgeon fronto-nasal, les bourgeons maxillaires supérieurs et la première paire d'arcs viscéraux ; à sa partie dorsale on voit l'orifice conduisant dans le pharynx. Les gouttières nasales, qui font communiquer les fossettes nasales avec la bouche, sont déjà fermées et transformées en canaux.

En B, l'orifice externe de la bouche est devenu très resserré, mais est encore limité en haut par le bourgeon fronto-nasal et les bourgeons maxillaires supérieurs, et en bas par le bourgeon maxillaire inférieur (première paire d'arcs viscéraux).

Les bourgeons maxillaires supérieurs sont unis au bourgeon fronto-nasal sur presque toute la longueur de celui-ci.

fosses nasales, et s'ouvre dans la cavité buccale à l'extrémité antérieure d'un sillon allongé, dirigé en arrière jusqu'aux narines postérieures.

Celles-ci se constituent, chez les Amphibiens, d'une tout autre manière que chez les Amniotes. De bonne heure, il se forme un sillon peu profond allant de la fossette nasale à la bouche ; mais au lieu de donner naissance aux narines postérieures, ce sillon disparaît bientôt, et par l'extension de la partie antérieure de la tête, les fossettes nasales s'éloignent davantage de la bouche.

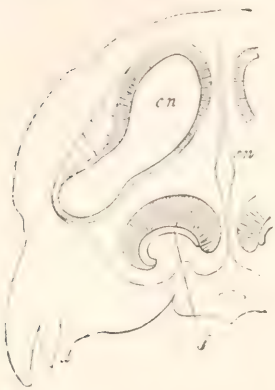


Fig. 328. — Coupe transversale de la cavité nasale et de l'organe de Jacobson (empruntée à Gegenbaur) (*).

Les narines postérieures se forment en réalité par une perforation qui survient dans la voûte palatine et qui s'ouvre dans l'extrémité en cul-de-sac de la fossette nasale primitive.

Si l'on considère que les divers stades de formation des narines postérieures chez les Amniotes sont autant de répétitions de l'état adulte chez les formes inférieures, peut-être sera-t-il permis d'admettre que le processus suivant lequel se constituent les narines postérieures chez les Amphibiens est secondaire, comparé à celui que l'on observe chez les Amniotes.

On doit sans doute, chez les Anoures, considérer comme une forme rudimentaire d'organe de Jacobson un diverticule de la partie antérieure de la cavité nasale.

(394) G. Born. Die Nasenhöhlen u. d. Thranennasengang d. amnioten Wirbelthiere, I et II (*Morphologisches Jahrbuch*, V. 1879).

(395) A. Kölliker. Ueber die Jacobson'schen Organe des Menschen. *Festschrift f. Rienecker*. 1877.

(396) A. M. Marshall. Morphology of the Vertebrate Olfactory Organ (*Quart. Journ. of micr. Science*, XIX. 1879).

Organes sensoriels de la ligne latérale.

Je n'ai pas l'intention de décrire d'une manière générale le développement des divers organes sensoriels de la peau ; mais il y a une série d'organes, en particulier ceux de la ligne latérale, qui, à raison de leur large distribution chez les Ichthyopsidiens et de l'analogie de quelques-unes de leurs parties avec certains organes que l'on rencontre chez les Chétopodes (1), ont une haute importance morphologique.

(1) Les remarquables organes sensoriels trouvés par Eisig chez les *Capitellidæ* (*Mittheil. a. d. Zool. Station zu Neapel*, vol. I) sont les organes qui offrent de l'analogie avec ceux de la ligne latérale ; mais je ne pense pas qu'il y ait véritablement homologie entre ces organes et ceux de la ligne latérale des Vertébrés. Il me parait probable que les organes opiques de *Polyophthalmus*, dont l'arrangement est segmentaire, sont une

(*) *cn*, cloison nasale. — *cn*, cavité nasale. — *J*, organe de Jacobson. — *d*, bord de la mâchoire supérieure.

Les organes de la ligne latérale se composent généralement de canaux situés en partie dans la tête, en partie dans le tronc, et qui s'ouvrent de distance en distance à la surface du corps. Leurs parois renferment une série de terminaisons nerveuses. A la tête, les branches du canal reçoivent pour la plus grande partie leurs nerfs de la cinquième paire, et dans le tronc, du rameau latéral du nerf vague. Typiquement, il n'y a dans le tronc qu'un seul canal, dont les orifices et les terminaisons nerveuses ont un arrangement segmentaire.

Ces organes offrent deux types de développement : l'un caractérise les Téléostéens, l'autre les Élasmobranches.

Chez les Téléostéens nouvellement éclos, Schulze (n° 402) trouva, au lieu des canaux normaux, une série de petits bourgeons sensoriels faisant librement saillie à la surface du corps, et composés en partie de cellules pourvues de soies rigides. Ces bourgeons sont pour la plupart entourés d'un tube délicat ouvert à son extrémité libre, et leur nombre correspond à celui des Myotomes. Chez quelques Téléostéens (*Gobius*, *Esox*, etc.), ces organes sensoriels restent tels pendant la vie tout entière ; chez le plus grand nombre cependant, chaque organe se recouvre d'une paire de lobes dus au tissu adjacent et qui se développent l'un en dessus, l'autre en dessous. Les deux lobes de chaque paire s'unissent ensuite et forment un tube ouvert à ses deux extrémités. La série linéaire des tubes ainsi formés est le commencement du canal de l'adulte, et les bourgeons sensoriels primitifs deviennent les organes sensitifs des tubes. Les tubes s'unissent enfin en un canal continu ; mais aux points de jonction, il reste des orifices (pores) qui mettent ce canal en communication avec l'extérieur.

Outre ces parties, j'ai observé au niveau du nerf latéral, chez le Saumon qui vient d'éclore, une bande linéaire d'épiderme modifié ; et, à en juger d'après l'analogie du processus décrit ci-dessous pour les Élasmobranches, il me semble probable que ces bandes jouent un certain rôle dans la formation du canal de la ligne latérale.

Chez les Élasmobranches (*Scyllium*), la ligne latérale naît sous la forme d'un épaississement linéaire de la couche muqueuse de l'épiderme. Cet épaississement est d'abord très court ; mais il s'étend peu à peu en arrière, où son extrémité postérieure forme une sorte de pointe épaissie et en voie d'accroissement. Le nerf latéral apparaît peu après la ligne latérale, et lorsque celle-ci a atteint le niveau de l'anus, le nerf s'est étendu en arrière jusqu'aux deux tiers environ de sa longueur. Le nerf latéral semble se former comme une branche du vague ; mais il est d'abord à demi entouré par les cellules modifiées de la ligne latérale (fig. 291, *nl*) (1) et il ne tarde pas à être situé plus profondément.

Un état permanent, correspondant plus ou moins au stade qui vient d'être décrit chez les Élasmobranches, se conserve chez les Chimères et l'*Echino-*

modification particulière des organes sensoriels plus indifférents des *Capitellidæ*. Les affinités étroites de ces deux types de Chétopodes parlent en faveur de cette manière de voir.

(1) D'après Götte et Semper, le nerf latéral ne s'accroît pas en direction centrifuge comme les autres nerfs, mais il dérive directement de l'épiblaste de la ligne latérale. Quant aux raisons qui m'empêchent de partager cette manière de voir, je dois renvoyer le lecteur à ma *Monograph on Elasmobranch Fishes*, p. 141-146.

rhinus spinosus, où la ligne latérale a la forme d'une gouttière ouverte (Solger, n° 404).

L'épaississement épidermique qui forme la ligne latérale chez les Élasmobranches ne se transforme pas en un canal de la même manière que chez les Téléostéens, par le reploiement de ses bords en dessus ; mais il se forme, entre les feuillets muqueux et épidermique de l'épiblaste, une cavité qu'entourent ultérieurement les cellules modifiées du feuillet muqueux, cellules qui constituent la ligne latérale. La cavité apparaît en premier lieu à l'extrémité postérieure de l'organe, d'où elle s'étend en avant.

Après s'être transformée en un canal, la ligne latérale s'éloigne peu à peu de la surface ; mais elle reste unie à l'épiderme en une série de points dont chacun correspond à un segment, et où se produisent ensuite des perforations qui forment les orifices segmentaires du système.

Le mode suivant lequel se constitue la lumière du canal chez les Élasmobranches offre, avec le mode ordinaire de transformation de la gouttière en un canal, les mêmes rapports que la formation de l'involution auditive chez les Amphibiens, avec le même processus chez les Oiseaux ; chez les Élasmobranches comme chez les Amphibiens, le feuillet muqueux de l'épiblaste se comporte exactement comme l'épiblaste tout entier dans les autres types, mais il est séparé de l'extérieur par le feuillet épidermique de l'épiblaste, dont le rôle est passif.

Les canaux muqueux de la tête et les cavités ampullaires se forment, de la même manière que la ligne latérale, de la couche muqueuse de l'épiderme ; mais les nerfs qu'ils reçoivent sont de simples branches des nerfs de la cinquième et de la septième paire, qui s'y unissent en des points nombreux, sans en suivre le trajet comme le fait le nerf latéral.

Il est clair que le canal de la ligne latérale est une formation secondaire, comparé à la gouttière ouverte des Chimères ou aux bourgeons sensoriels à arrangement segmentaire des jeunes Téléostéens, et il l'est également que le processus phylogénétique de formation du canal a consisté dans la fermeture d'une gouttière primitivement ouverte. L'abréviation de ce processus, chez les Élasmobranches, a été probablement acquise après l'apparition dans l'œuf du vitellus nutritif, et la disparition qui s'ensuivit d'un stade larvaire libre.

Les points qui viennent d'être indiqués sont assez évidents ; mais il paraît difficile de décider *a priori*, si les formations primitives qui ont donné naissance aux canaux de la ligne latérale ont consisté en une gouttière sensorielle continue, ou en bourgeons sensoriels isolés. On peut tout aussi facilement se figurer que le canal de la ligne latérale dérive, ou d'une ligne sensorielle non segmentée et continue, dont certains points se sont différenciés en bourgeons sensoriels spéciaux correspondant aux segments, tandis que l'ensemble s'est transformé ultérieurement en une gouttière et ensuite en un canal ; ou d'une série de bourgeons sensoriels isolés, pour chacun desquels s'est développée une gouttière protectrice, dont l'union linéaire avec les gouttières adjacentes a donné naissance à un canal continu.

Il me semble plus probable cependant, d'après la présence chez les larves des Téléostéens aussi bien que chez les Élasmobranches, d'une bande linéaire d'épiderme modifié, que la formation primitive dont dérivent toutes les modifications de la ligne latérale était une bande sensorielle linéaire, et que

les bourgeons sensoriels à arrangement segmentaire des Téléostéens sont des différenciations secondaires de cette formation primitive (1).

(1) Dans une note préliminaire, John Beard (*) a récemment fait connaître le résultat de ses recherches sur le développement des organes de la ligne latérale chez le *salmo fario*.

D'après cet auteur, le développement de la ligne latérale débute par la formation d'un cordon de cellules qui se séparent de la couche épiblastique interne; ce cordon apparaît d'abord dans la région cervicale, d'où il s'étend en arrière sur toute la longueur du corps. Lorsqu'il est complètement constitué, il présente une série de renflements successifs, dont chacun correspond à un segment du corps, et entre lesquels il reste très grêle. Le renflement antérieur, qui est situé dans la région cervicale, est de beaucoup le plus large et le plus long. Dans la suite, on ne trouve plus de traces des parties de ce cordon intermédiaires aux renflements; cependant, J. Beard pense avec Bodenstein et Solger que les divers organes sensoriels de la ligne latérale restent pendant toute la vie en connexion les uns avec les autres. C'est de ces renflements que naissent, de la manière suivante, les bourgeons sensoriels de la ligne latérale : certaines de leurs cellules, parmi les plus superficielles, s'allongent jusqu'à ce qu'elles atteignent la surface externe du corps et acquièrent des soies terminales; le reste des cellules se dispose autour de la base des premières, comme autour d'un centre.

Quant au nerf latéral, il se développe comme une branche du nerf vague; il émane du ganglion de ce nerf et s'accroît ensuite d'avant en arrière jusqu'à l'extrémité postérieure du corps, ce qui confirme les observations de Balfour. A aucune période de son développement, le nerf latéral n'est situé dans l'épiderme.

Suivant Beard, ce n'est qu'après la résorption complète du vitellus que des canaux protecteurs se développent, et que les bourgeons sensoriels cessent d'être libres à la surface du corps.

L'auteur examine ensuite la question de savoir comment il se fait qu'une branche d'un nerf crânien innerve une région qui comprend le plus grand nombre des segments du corps. Dans les quatre ou cinq segments qui précèdent la région du nerf vague, il existe un « nerf latéral » pour chaque segment, tandis que dans la partie du corps située en arrière de l'origine du nerf vague, un seul « nerf latéral » fournit aux organes sensoriels d'un nombre considérable de segments. Cet état de choses est-il primitif?

D'accord avec Marshall et Van Wijhe, Beard considère les nerfs oculo-moteur, trijumeau, facial et glosso-pharyngien, comme des nerfs segmentaires, en se basant sur ce fait, que tous émettent des branches dorsales qui se rendent à des organes sensoriels segmentaires. Il rappelle que le nerf vague résulte de la fusion d'au moins six nerfs segmentaires, et d'après lui, c'est dans la fusion partielle de ces nerfs qu'il faut chercher l'explication des particularités dont nous venons de parler, et de la part plus grande que prend le nerf vague à l'innervation de la ligne latérale. Enfin, dans le tronc, les branches dorsales des nerfs segmentaires auraient cessé peu à peu, conformément au principe du changement de fonction posé par Dohrn, d'innerver les « organes sensoriels segmentaires, » et cette fonction aurait été acquise au nerf latéral.

La disposition primitive de tout cet appareil rappellerait donc celle qui a été observée par Eisig chez les Capitellidés, et Beard conclut, contrairement à l'opinion de Balfour, que les organes de la ligne latérale des Vertébrés sont réellement homologues de ceux des Annélides.

Il termine par quelques considérations sur la morphologie de l'organe auditif des Vertébrés.

De même que les « organes sensoriels segmentaires, » l'organe auditif n'est au fond qu'une partie modifiée de l'épiblaste.

Dans l'embryon, l'organe auditif est un simple sac séparé de l'épiderme, et dont une portion de la paroi interne se compose d'une double couche de cellules épiblastiques modifiées, que Beard compare à un « organe sensoriel segmentaire. » Comme dans ceux-ci, les cellules de sa surface libre sont pourvues de longues soies, qui sont de même en rapport avec la perception des mouvements ondulatoires du milieu dans lequel vit l'animal; seulement, les soies des cellules auditives se rattachent à la percep-

(*) On the segmental sense organs of the lateral line, and on the Morphology of the Vertebrate auditory organ (*Zool. Anzeiger*, n° 161, p. 123, et n° 162, p. 140, 1884).

La distribution si remarquable, au premier abord, du nerf vague à la ligne latérale est probablement liée à l'évolution de cet organe et trouve par là son explication. Comme l'indiquent à la fois son innervation par le nerf vague et la région où elle commence à se développer, la ligne latérale était sans doute à l'origine restreinte à la partie antérieure du corps. A mesure qu'elle se prolongeait en arrière, elle entraînait naturellement avec elle le nerf vague, et c'est ainsi qu'une branche sensorielle de ce nerf est allée innerver une région située bien au delà des limites de sa distribution originelle.

(397) F. M. Balfour. *A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes*, pp. 141-146. London, 1878.

(398) H. Eisig. Die Segmentalorgane d. Capitelliden (*Mittheil. a. d. zool. Station zu Neapel*, I. 1879).

(399) A. Götte. *Entwicklungsgeschichte d. Unke*. Leipzig, 1875.

(400) Fr. Leydig. *Lehrbuch d. Histologie des Menschen u. d. Thiere*. Hamm. 1857.

(401) Fr. Leydig. *Neue Beiträge z. anat. Kenntniss d. Hautdecke u. Hautsinnesorgane d. Fische*. Halle, 1879.

(402) F. E. Schulze. Ueb. d. Sinnesorgane d. Seitenlinie bei Fischen und Amphibien (*Archiv f. mikr. Anat.*, VI. 1870).

(403) C. Semper. Das Urogenitalsystem d. Selachier (*Arbeit. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, II).

(404) B. Solger. Neue Untersuchungen zur Anat. d. Seitenorgane d. Fische (*Archiv f. mikr. Anat.*, XVII et XVIII. 1879 et 1880).

tion de mouvements ondulatoires beaucoup plus délicats, ceux du son, et c'est pour cette raison que, de bonne heure, l'organe cesse de communiquer avec l'extérieur. Quant à la couche interne de cellules de l'organe auditif, elle est exactement comparable à la couche correspondante d'un « organe sensoriel segmentaire ». Enfin, chez les Élasmobranches, l'organe reste ouvert à l'extérieur pendant toute la vie, absolument comme les « organes sensoriels segmentaires ».

Ces faits, ainsi que cet autre, que le nerf auditif est simplement une branche sensorielle dorsale de nerf segmentaire, semblent conduire à cette conclusion que *l'organe auditif des Vertébrés est essentiellement une partie spécialisée du système d'organes sensoriels de la ligne latérale*. Les canaux semi-circulaires, etc., ne seraient que des formations purement accessoires. (*Trad.*)

CHAPITRE XVIII

NOTOCHORDE, COLONNE VERTÉBRALE, COTES ET STERNUM

INTRODUCTION.

Parmi les dérivés de cette partie du mésoblaste qui donne naissance au tissu conjonctif du corps, le squelette des Vertébrés mérite une attention spéciale, à raison de son importance relativement à de nombreux problèmes phylogénétiques et morphologiques.

Toutefois, le développement du squelette est un sujet tellement vaste qu'il ne saurait être décrit d'une manière satisfaisante, si ce n'est dans un traité spécial ; et on doit regarder la description suivante comme une simple esquisse, dont les détails ont été exclus autant que possible.

Chez les Chordata les plus inférieurs, la seule formation qui mérite le nom de squelette est la notochorde. Bien qu'elle persiste souvent comme un organe important chez les Vertébrés proprement dits, cependant il s'y ajoute toujours diverses formations squelettiques qui se développent dans le mésoblaste. Avant de commencer une description systématique de ces dernières, il sera bon de dire quelques mots des caractères généraux du squelette.

On doit distinguer dans le squelette deux sortes d'éléments, qui diffèrent à la fois par leur genèse et leur structure. Les uns, qui forment le squelette interne primitif proprement dit, ou endosquelette, sont plongés au milieu des muscles, et se constituent à l'origine à l'état de cartilage. Souvent ils conservent une consistance cartilagineuse pendant la vie tout entière ; mais dans la majorité des cas, ils s'ossifient peu à peu et se transforment en véritable tissu osseux. Les os développés de cette manière se nomment os d'origine cartilagineuse.

L'autre sorte d'éléments se constitue originellement par la coalescence des bases ossifiées des écailles placoïdes dermiques déjà décrites dans le chapitre XIV, ou par celle des bases ossifiées de dents implantées dans la muqueuse buccale. Les plaques osseuses ainsi formées peuvent, dans les deux cas, perdre les dents ou les épines dont elles étaient d'abord couvertes, soit par résorption individuelle, soit phylogénétiquement, par cessation graduelle de leur développement. Les plaques osseuses qui prennent naissance par ces procédés se développent

directement, chez les types supérieurs, dans le tissu conjonctif sous-jacent à la peau; peu à peu elles deviennent situées plus profondément, et elles finissent par s'unir si intimement aux parties du squelette interne proprement dit, que les deux sortes d'éléments ne peuvent être distingués que par ce fait, que les uns résultent d'une ossification de cartilage, les autres de membranes.

Il paraît probable que chez les Reptiles, et peut-être chez les Amphibiens éteints, des os dermiques se sont développés dans la peau sans intervention de formations sous-jacentes pourvues d'épines.

Dans les cas où un *os d'origine membraneuse*, comme on appelle ordinairement les ossifications dermiques, recouvre une partie cartilagineuse, il peut déterminer l'ossification de cette dernière, et les deux os, d'origine cartilagineuse et d'origine membraneuse, peuvent s'unir si intimement qu'ils deviennent absolument inséparables. Il est probable que, dans les cas de cette sorte, l'os composé peut, dans le cours de son évolution ultérieure, perdre complètement, soit son élément cartilagineux, soit son élément membraneux; de sorte que parfois il se présente des cas où le développement d'un os cesse d'être un témoignage absolument certain de son origine.

Quant aux processus d'après lesquels l'ossification se produit dans le cartilage, la question est encore peu avancée. Souvent on en distingue deux : l'un, connu sous le nom d'ectostose, dans lequel l'ossification s'effectue dans le périchondre et s'étend simplement autour du cartilage ou le remplace graduellement; l'autre, appelé endostose, où l'ossification a lieu en réalité entre les cellules de cartilage. Il semble probable cependant (Gegenbaur, Vrolik) qu'aucune ligne nette de démarcation ne sépare ces deux processus, et que l'ossification a presque toujours son point de départ dans le périchondre. En général, dans les types supérieurs, les vaisseaux du périchondre se continuent dans le cartilage, et l'ossification a lieu dans celui-ci autour de ces vaisseaux; mais dans les types inférieurs (Poissons, Amphibiens), l'ossification est souvent complètement limitée au périchondre, et le cartilage est simplement résorbé.

Les points où commence l'ossification sont dits centres d'ossification, et de là elle s'étend de toutes parts. Un os peut avoir un ou plusieurs centres d'ossification.

Les causes réelles qui, au début, ont déterminé la formation de centres particuliers d'ossification, ou l'ossification de parties spéciales du cartilage, sont encore peu connues, et jusqu'ici nous ne possédons aucune règle satisfaisante pour fixer la valeur que l'on doit attribuer au nombre et à la position des centres d'ossification. Dans quelques cas, ces centres paraissent avoir une signification morphologique importante, et ils sembleraient, dans d'autres, dépendre des dimensions du cartilage qui est sur le point de s'ossifier.

Il n'est pas douteux que les os d'origine membraneuse et ceux d'origine cartilagineuse ne puissent en général facilement se distinguer par leur mode de développement; mais il n'est nullement certain qu'il en soit toujours ainsi. Il est naturellement très difficile d'établir des homologies entre des os qui, dans un type, prennent naissance dans une membrane, et chez un autre, dans du cartilage ; mais il y a certainement des cas dans lesquels l'homologie entre deux os serait admise sans hésitation, si leur développement n'était différent. Les cas les plus difficiles de cette sorte se rapportent à la ceinture thoracique.

Il y a évidemment deux sources possibles d'erreur dans l'étude du développement des os : 1° un os cartilagineux par son origine peut passer directement de l'état membraneux à l'état osseux sans développement préalable de cartilage ; 2° un os d'origine membraneuse peut, à son début, être formé par du cartilage.

L'occurrence de la première de ces causes d'erreur est beaucoup plus facile à admettre que celle de la seconde, et on ne peut guère douter qu'elle ne se présente parfois. D'ailleurs, dans un grand nombre de cas, elle n'offrirait au morphologiste aucune difficulté sérieuse.

(405) C. Gegenbaur. Ueb. primäre u. secundäre Knochenbildung mit besonderer Beziehung auf d. Lehre von dem Primordialcranium (*Jenaische Zeitschrift*, III. 1867).

(406) O. Hertwig. Ueber Bau u. Entwicklung d. Placoïdschuppen u. d. Zähne d. Selachier (*Jenaische Zeitschrift*, VIII. 1874).

(407) O. Hertwig. Ueb. d. Zahnsystem d. Amphibien u. seine Bedeutung f. d. Genese d. Skelets d. Mundhöhle (*Archiv f. mikr. Anat.*, XI. Supplementheft, 1874).

(408) O. Hertwig. Ueber d. Hautskelet d. Fische (*Morphol. Jahrbuch*, II. 1876. Siluroiden u. Acipenseriden).

(409) O. Hertwig. Ueber d. Hautskelet d. Fische (Lepidosteus u. Polypterus) (*Morph. Jahrbuch*, V. 1879).

(410) A. Kölliker. Allgemeine Betrachtungen üb. die Entstehung d. knöchernen Schadels d. Wirbelthiere (*Berichte v. d. königl. zoot. Anstalt z. Würzburg*, 1849).

(411) Fr. Leydig. Histologische Bemerkungen üb. d. Polypterus bichir. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, V. 1858).

(412) H. Müller. Ueber d. Entwick. d. Knochensubstanz nebst Bemerkungen, etc. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, IX. 1859).

(413) Williamson. On the structure and development of the Scales and Bones of Fishes (*Phil. Trans.* 1851).

(414) Vrolik. Studien üb. d. Verknöcherung u. die Knochen d. Schädels d. Teleostier (*Niederländisches Archiv f. Zoologie*, I).

Notochorde et colonne vertébrale.

Le squelette axial primitif des Chordata se compose de la notochorde et de sa gaîne. Il reste tel à l'âge adulte chez l'*Amphioxus*, et pendant une période considérable de la première vie embryonnaire, il constitue, chez les embryons de tous les Vertébrés, le seul représentant du squelette axial.

Notochorde. — Le premier développement de la notochorde a déjà été décrit avec détails (p. 274-281). Elle apparaît dans la plupart des cas, sinon dans tous, comme une différenciation axiale de l'hypoblaste et forme d'abord un cordon cellulaire plein, dépourvu de gaîne, situé

entre le système nerveux et la paroi dorsale du tube digestif, et qui s'étend du bord antérieur de la base du cerveau moyen à l'extrémité de la queue. Le segment placé dans la région encéphalique sera étudié à part; celui du tronc constitue le noyau autour duquel se moule la colonne vertébrale.

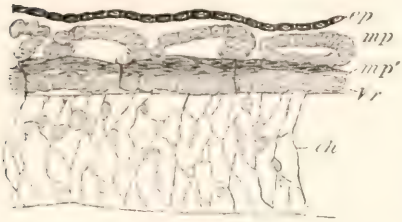


Fig. 329. — Coupe horizontale du tronc d'un embryon de *Scyllium*, beaucoup plus jeune que celui représenté dans la figure 34 F (*).

Les premiers changements histologiques qui surviennent dans les cellules de la notochorde sont presque les mêmes chez tous les Crâniotes. Ses cellules superficielles forment d'abord une gaîne délicate, qui s'épaissit bientôt et prend les caractères d'une formation spéciale. Des cavités (une ou plusieurs pour chaque cellule) naissent dans les cellules de la notochorde et s'agrandissent jusqu'à ce que celle-ci soit presque entièrement constituée par de grandes vacuoles, que limitent des cloisons membraneuses formant un réseau spongieux bien caractérisé (fig. 329).

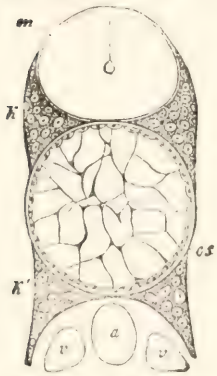


Fig. 330. — Coupe transversale de la colonne vertébrale d'un jeune Saumon (empruntée à Gegenbaur (**).

Chez les Ichthyopsidiens, la plus grande partie du protoplasme se porte avec les noyaux à la périphérie, où il forme une couche nucléée spéciale divisée quelquefois en cellules épithélioïdes définies (fig. 330), tandis que dans les mailles du réseau il reste encore un petit nombre de noyaux entourés par une faible quantité de protoplasme. Chez les Amniotes, par suite sans doute de l'atrophie précoce de la notochorde, la répartition des noyaux dans les mailles du réseau reste assez uniforme.

Dans les premiers stades du développement, les espaces correspondant aux mailles du réseau spongieux notochordal renferment chacun un noyau et du protoplasme, et représentent probablement des cellules. Dans les types chez lesquels la notochorde persiste à l'âge adulte, le réseau devient très compliqué et constitue alors un réticulum spécial rempli de substance gélatineuse, et dans lequel on ne reconnaît plus les contours de cellules définies (fig. 331 et 334).

(*) La coupe passe au niveau de la notochorde et montre les plaques musculaires se séparant des cellules qui forment les corps des vertèbres.

ch, notochorde. — *ep*, épiblaste. — *Vr*, rudiment de corps vertébral. — *mp*, plaque musculaire. — *mp'*, portion de plaque musculaire déjà différenciée en muscles longitudinaux.

(**) *cs*, gaîne de la notochorde. — *K*, arc neural. — *K'*, arc hémal. — *m*, moelle épinière. — *a*, aorte dorsale. — *v*, veines cardinales.

Autour de la gaîne de la notochorde se forme, chez les Cyclostomes, les Ganoïdes, les Elasmobranches et les Téléostéens, une membrane élastique ordinairement désignée sous le nom de membrane élastique externe.

Chez la plupart des Vertébrés, la notochorde et sa gaîne s'atrophient complètement ou deviennent une partie relativement insignifiante du squelette axial ; mais chez les Cyclostomes (fig. 331) et les Ganoïdes sélachoïdiens (Esturgeon, etc.), elles persistent et constituent le *seul représentant de l'axe vertébral proprement dit.* La gaîne s'épaissit considérablement, et sur la membrane élastique qui la recouvre, s'appuient directement les arcs vertébraux. Chez les Elasmobranches, la gaîne de la notochorde subit des changements plus compliqués qui conduisent avant tout à la formation, autour de la notochorde, d'un tube cartilagineux *non segmenté* bien délimité (1), et dans la suite (chez la plupart des formes) à la formation des véritables corps vertébraux.

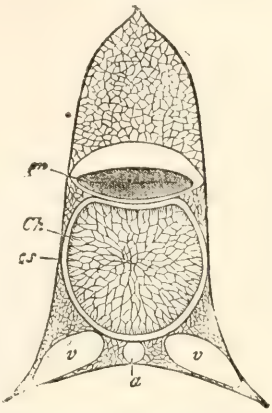


Fig. 331. — Coupe transversale de la colonne vertébrale de l'*Ammocœtes* (empruntée à Gegenbaur) (*).

Entre la membrane élastique externe et la gaîne de la notochorde s'interpose une couche de cellules (fig. 332, *n*), contenues dans une matrice qui n'est pas nettement séparée de la gaîne. Les cellules qui constituent cette couche paraissent dériver d'une enveloppe particulière de la notochorde, et avoir traversé la membrane élastique externe pour arriver à leur situation définitive. Cette couche de cellules s'accroît bientôt en épaisseur et forme un tube continu non segmenté, constitué par du tissu fibreux renfermant des noyaux aplatis disposés concentriquement (fig. 333, *Vb*). En dehors, se trouve la membrane élastique externe (*mel*), tandis que du côté interne vient la gaîne cuticulaire de la notochorde. Ce tube est le tube catilagineux mentionné plus haut, et il reçoit le nom de *gaîne cartilagineuse de la notochorde.*

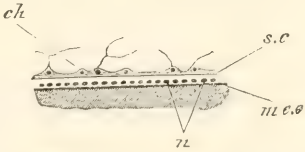


Fig. 332. — Coupe longitudinale d'une petite portion de la notochorde et des parties adjacentes d'un embryon de *Scyllium*, au moment de la première apparition de la gaîne cartilagineuse (**).

(1) Ce tube est constitué par une forme particulière de tissu fibreux plutôt que par du cartilage proprement dit, bien qu'une partie se transforme plus tard en cartilage hyalin.

(*) *Ch*, notochorde. — *cs*, gaîne notochordale. — *m*, moelle épinière. — *a*, aorte. — *v*, veines cardinales.

(**) *ch*, notochorde. — *sc*, gaîne de la notochorde. — *n*, noyaux de la gaîne cartilagineuse. — *me.e*, membrane élastique externe.

L'origine réelle du tube cartilagineux qui vient d'être décrit est une question d'une importance fondamentale relativement à l'origine de la colonne vertébrale et aux homologies de ses parties constituantes ; mais la solution en est très difficile. En exposant ce sujet dans mon mémoire sur les Élasmobranches, j'ai admis avec Gegenbaur que ce tube tirait son origine d'une couche de cellules situées *en dehors* de le gaîne notochordale, et que la membrane élastique externe se constituait ultérieurement sur la face externe de cette couche. Cette manière de voir reçut aussi l'adhésion de Götte (n° 419). Depuis, Schneider (n° 429) a établi qu'il n'en est pas ainsi, mais

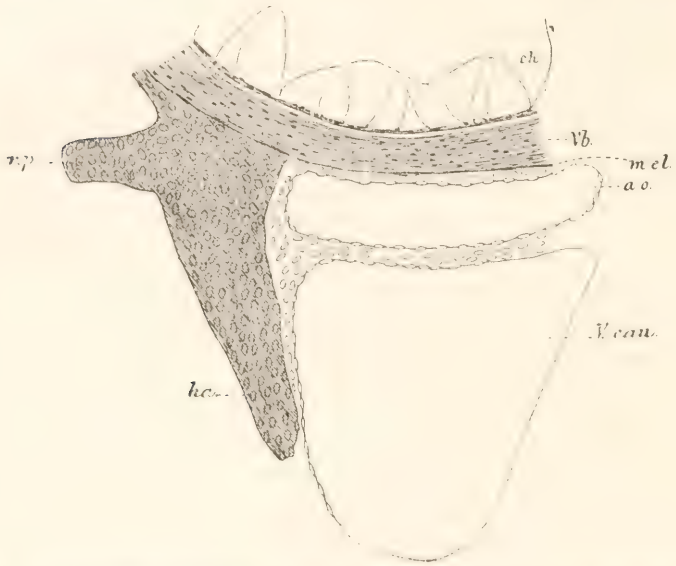


Fig. 333. — Coupe transversale de la partie ventrale de la notochorde et des formations adjacentes, prise à la base de la queue d'un embryon avancé de *Scyllium* (*).

que, comme il a été décrit ci-dessus, la membrane élastique externe se développe avant la couche de cartilage. Plus tard j'ai étudié de nouveau ce sujet, et, en définitive, je suis porté à accepter la rectification de Schneider.

Il résulte de la description précédente que le tube cartilagineux en question constitue une partie essentielle de la gaîne de la notochorde, et qu'il est jusqu'à un certain point l'homologue de la gaîne notochordale de l'Esturgeon et de la Lamproie, et non une formation entièrement nouvelle.

La gaîne forme le noyau de la partie moyenne des futures vertèbres. Chez un petit nombre de formes, par exemple les Chimères et les

* Vb, gaîne cartilagineuse de la notochorde. — *ha*, arc hémal. — *ep*, apophyse articulaire pour la côte correspondante. — *mel*, membrane élastique externe. — *ch*, notochorde. — *ao*, aorte. — *V. cau*, veine caudale.

Dipnoïques, elle conserve à l'état adulte ses caractères primitifs, à cela près qu'il existe, chez les Chimères, des anneaux ossifiés délicats plus nombreux que les arcs vertébraux, tandis que chez les *Notidani*, les *Læmargi* et les *Echinorhini*, les ébauches de vertèbres ne sont qu'imparfaitement indiquées. La destinée ultérieure de la gaîne de la notochorde, chez les formes pourvues de vertèbres proprement dites, ne peut être étudiée qu'avec le développement des arcs vertébraux.

Chez les Téléostéens il existe, comme chez les Élasmobranches, une membrane élastique externe et une gaîne notochordale interne. La première, d'après Götte, renferme des cellules. Si ces cellules existent, elles sont toutefois très difficiles à découvrir ; mais, en tout cas, la membrane dite élastique externe paraît correspondre à la gaîne cartilagineuse des Élasmobranches et à son enveloppe élastique, puisque l'ossification, lorsqu'elle survient, commence dans cette couche. La gaîne interne devient extraordinairement épaisse.

Chez les Amphibiens et les Amniotes, il n'y a aucune membrane que l'on puisse identifier avec la membrane élastique externe des Elasmobranches, des Téléostéens, etc. Chez les Amphibiens (Götte), il se forme autour de la notochorde un étui cellulaire qui offre à peu près les mêmes connexions que le tube cartilagineux entourant la notochorde des Élasmobranches, et qui se développe de la même manière aux dépens des cellules du tissu conjonctif périchordal. On doit seulement supposer que la membrane élastique externe a cessé de se développer (ce que l'on peut faire sans difficulté, vu son extrême délicatesse et sa faible importance fonctionnelle chez les Élasmobranches), et cet étui cellulaire serait alors manifestement l'homologue du tube cartilagineux dont il s'agit. Chez les Amniotes, il est impossible de découvrir une gaine externe notochordale, et le tissu conjonctif qui entoure la notochorde et la moelle épiniére se différencie simplement en les corps et les arcs vertébraux.

Arcs et corps vertébraux.

Cyclostomes. — Les formes les plus primitives chez lesquelles on rencontre de véritables arcs vertébraux sont les Cyclostomes ; mais l'ontogénie de ces formations n'a pas été suffisamment établie dans ce groupe. On peut cependant remarquer qu'elles constituent en majeure partie des pièces cartilagineuses isolées, dont l'arrangement segmentaire n'est qu'imparfait.

Élasmobranches. — Chez les Élasmobranches, les cellules qui forment les arcs vertébraux dérivent de la lame splanchnique des somites mésoblastiques. Elles offrent d'abord la même segmentation que les somites (fig. 329, *Vr*) ; mais elles la perdent bientôt, et il se développe

autour de la notochorde une gaîne continue de cellules de tissu conjonctif embryonnaire, qui donne naissance aux arcs vertébraux, au tissu formant la dure-mère et le périchondre, ainsi qu'au tissu conjonctif général d'enveloppe.

Les changements qui surviennent ensuite conduisent au phénomène connu depuis Remak sous le nom de segmentation secondaire de la colonne vertébrale. Cette segmentation, que l'on observe chez tous les Vertébrés pourvus de vraies vertèbres, consiste essentiellement dans la division, en corps et en arcs vertébraux, du revêtement continu qui entoure la notochorde et la moelle épinière. Toutefois, cette segmentation ne correspond pas à celle des plaques musculaires, et elle s'exécute de telle sorte que les centres des corps vertébraux sont situés en face des cloisons qui séparent les plaques musculaires.

L'explication de cette particularité de la segmentation n'est pas difficile à trouver. La segmentation primaire du corps est celle des plaques musculaires, lesquelles existaient chez les formes primitives où les vertèbres faisaient défaut. Mais aussitôt que la gaîne notochordale dut offrir de la résistance en même temps que de la flexibilité, elle se divisa nécessairement en une série de segments.

La condition la plus favorable à la flexion de la colonne vertébrale par les muscles latéraux est évidemment que chaque myotome puisse agir sur deux vertèbres, et cette condition ne peut être remplie que si les myotomes sont opposés aux intervalles compris entre les vertèbres. Voilà pourquoi, lors de l'apparition des vertèbres, leurs centres se sont trouvés opposés aux cloisons intermusculaires, et non à la partie moyenne des myotomes.

Ces considérations rendent parfaitement compte des caractères de la segmentation secondaire de la colonne vertébrale. D'un autre côté, la segmentation primaire des rudiments vertébraux (fig. 329) est manifestement un vestige d'un état primitif caractérisé par l'absence de corps vertébraux, et n'a pas plus d'importance morphologique que le fait, que les cellules des vertèbres ont dérivé des plaques musculaires segmentées et se sont ensuite fusionnées en une gaîne continue autour de la notochorde et de la moelle épinière, jusqu'à ce qu'enfin elles se soient différenciées, dans les formes encore plus élevées, en vertèbres et en arcs vertébraux.

Au stade représenté dans la figure 34, *G*, et un peu avant la formation de la gaîne cartilagineuse de la notochorde, il se produit quatre concentrations spéciales du tissu mésoblastique adjacent à la notochorde, deux dorsales (neurales) et deux ventrales (hémales). Elles ne sont pas segmentées et forment quatre crêtes situées sur les côtés de la notochorde. Elles sont unies entre elles par une couche de tissu délicat, et, par différenciation, elles donneront dans la suite naissance aux arcs vertébraux supérieurs (neurapophyses) et aux inférieurs (hémapophyses).

Vers l'époque où apparaissent les premiers indices de la gaîne car-

tilagineuse de la notochorde, des différenciations surviennent dans les crêtes neurale et hémale. Dans la crête neurale naissent deux sortes d'arcs pour chaque myotome : l'un, qui s'appuie sur la gaîne cartilagineuse de la notochorde dans la région qui deviendra plus tard le centre d'une vertèbre, constitue un arc neural proprement dit; l'autre, séparé de la gaîne cartilagineuse, forme une pièce intercalaire (1). Tous les deux se transforment bientôt en cartilage hyalin.

Une partie considérable du tissu primitif de la crête neurale, particulièrement dans le voisinage immédiat de la notochorde, ne sert pas à la formation des arcs neuraux. Ce tissu offre un caractère fibreux et se convertit en le périchondre et en d'autres parties.

Les arcs inférieurs naissent de la crête hémale exactement comme les arcs neuraux, et il existe souvent des pièces interhémales intercalaires. Dans la région caudale, ces arcs se prolongent en apophyses ventrales qui se réunissent inférieurement autour de l'aorte et des veines caudales.

Puisque l'intestin postanal était primitivement situé entre l'aorte et la veine caudale, les hémapophyses entourent aussi virtuellement un segment caudal de la cavité générale. Dans le tronc, elles ne se rencontrent pas du côté ventral ; mais elles supportent les côtes. Les formations que nous venons de décrire sont représentées en coupe dans la figure 334, sur laquelle on voit l'arc neural (*na*) et l'arc hémal (*ha*) s'appuyer sur la gaîne cartilagineuse de la notochorde.

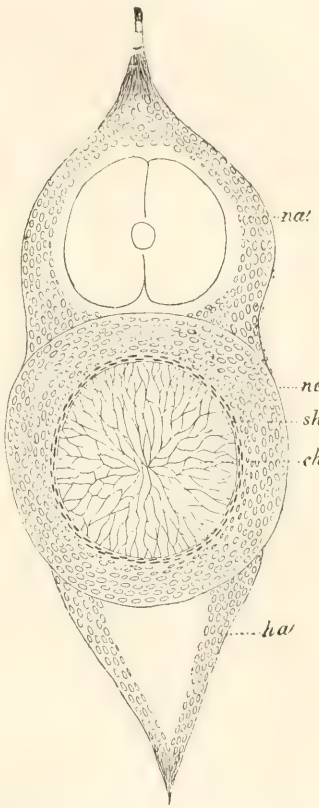


Fig. 334. — Coupe transversale de la colonne vertébrale d'un embryon avancé de *Scyllium*, prise dans la région caudale (*).

Pendant que ces changements s'accompliseent dans les arcs vertébraux, la gaîne cartilagineuse de la notochorde est le siège d'impor-

(1) La présence de pièces intercalaires dans le système des arcs neuraux des Élasmobranches, des *Chimæra*, etc., n'est probablement pas l'indice d'un type d'arc neural hautement différencié, mais celui d'un type de transition entre un revêtement incomplet de la moelle épinière par des pièces cartilagineuses isolées, et un système complet d'arcs neuraux, tel que celui que l'on observe chez les Vertébrés supérieurs.

(*) *na*, arc neural. — *ha*, arc hémal. — *ch*, notochorde. — *sh*, gaîne interne de la notochorde. — *ne*, membrane élastique externe.

tantes différenciations. Dans les segments *vertébraux*, au niveau de l'origine des arcs neural et hémal (fig. 334), sa couche externe se transforme en cartilage hyalin, tandis que les couches internes adjacentes à la notochorde se développent d'une manière un peu différente, en même temps que la notochorde s'étrangle légèrement dans cette région. Dans les segments *intervertébraux*, la gaîne cartilagineuse notochordale prend un caractère fibreux plus évident et la notochorde ne s'y étrangle pas. La figure 336 *B* représente une coupe longitudinale schématique de la colonne vertébrale au moment où ces changements s'accomplissent.

Le processus ne s'arrête pas là. Bientôt, au niveau des corps vertébraux, la notochorde s'étrangle graduellement, particulièrement dans sa partie moyenne, jusqu'à ce qu'en ce point elle soit réduite à un cordon fibreux qui s'élargit peu à peu en avant et en arrière, de manière à atteindre sa plus grande épaisseur au milieu de l'espace intervertébral. Le cartilage hyalin de chaque région vertébrale forme le corps d'une vertèbre, qui peut se calcifier dans une certaine mesure. Le cartilage de la base des arcs le recouvre graduellement, et après la résorption de la membrane élastique externe, qui survient ordinairement longtemps avant que l'état adulte ne soit atteint, le tissu de l'arc se fusionne avec celui des corps vertébraux, dont on ne peut plus le distinguer ; de telle sorte que ces derniers sont des formations complexes constituées en partie par la gaîne cartilagineuse primitive, et en partie par le tissu de la base des arcs supérieurs et inférieurs. Par suite de la disposition en chapelet de la notochorde, les corps vertébraux prennent nécessairement une forme en sablier biconcave.

Les parties intervertébrales de la gaîne notochordale primitive forment des ligaments intervertébraux fibreux, qui entourent les segments non étranglés de la notochorde.

Relativement à la formation des corps vertébraux dans la queue de *Scyllium*, *Raja*, et peut-être d'autres formes, on peut remarquer ici ce fait particulier, *qu'il y a deux fois autant de corps vertébraux que de myotomes et de nerfs spinaux*. Cette particularité ne dépend pas d'une segmentation secondaire des vertèbres ; mais, comme je m'en suis moi-même assuré par l'étude du développement, elle s'établit avec la première différenciation des corps vertébraux. La possibilité de tels rapports entre ces parties doit probablement s'expliquer par ce fait, que la segmentation de la colonne vertébrale n'est survenue qu'après celle des nerfs et des myotomes.

Ganoïdes. — Chez l'Esturgeon et d'autres Ganoïdes cartilagineux, les arcs vertébraux supérieurs et inférieurs se forment comme chez les Elasmobranches et sont supportés par la gaîne externe de la notochorde. Mais comme cette gaîne ne se différencie jamais en vertèbres distinctes, cet état primitif persiste pendant la vie tout entière.

Téléostéens. — Chez les Téléostéens, le mode de formation des arcs et des corps vertébraux peut se ramener, excepté en certains points d'ordre secondaire, au même type que chez les Élasmobranches.

De bonne heure se forment (fig. 330 *k* et *k'*) les arcs supérieurs et inférieurs, que supporte la gaîne externe de la notochorde. Cette gaîne qui, comme nous l'avons dit page 505, correspond à la gaîne cartilagineuse de la notochorde des Élasmobranches, se divise bientôt en segments vertébraux et intervertébraux. L'ossification survient dans les premiers sans que la gaîne ait acquis les caractères de cartilage hyalin (Götte, 419). Les seconds deviennent les ligaments fibreux intervertébraux. La notochorde présente des constrictions vertébrales.

La gaîne externe ossifiée de la notochorde ne forme qu'une faible partie des vertèbres définitives. Le reste de celles-ci dérive en partie d'une ossification du tissu conjonctif qui entoure la gaîne, et en partie de la base des arcs, qui ne s'étend pas autour des corps vertébraux primitifs comme chez les Élasmobranches. Les portions ossifiées du tissu entourant la gaîne prennent ordinairement (fig. 335) la forme d'une croix, tandis que les bases des arcs (*k* et *k'*) persistent à l'état de rayons cartilagineux au nombre de quatre, entre les branches de la croix osseuse. Dans quelques cas, la base des arcs vertébraux s'ossifie également et se distingue alors difficilement des autres parties du corps vertébral secondaire. Les portions des arcs situées à l'extérieur des corps vertébraux s'ossifient presque complètement (fig. 335). Les corps vertébraux sont biconcaves, particularité qui est en rapport avec les constrictions vertébrales de la notochorde.

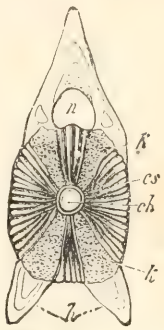


Fig. 335. — Coupe verticale passant par le milieu d'une vertèbre d'*Esox lucius* (Brochet) (empruntée à Gegenbaur) (*).

Amphibiens. — Parmi les Amphibiens étudiés jusqu'ici au point de vue embryologique, les Salamandridés nous offrent le type le plus primitif de formation de la colonne vertébrale.

Nous avons déjà dit que, chez les Amphibiens, il existe autour de la notochorde une gaîne cellulaire équivalente à la gaîne cartilagineuse des Elasmobranches. Dans le tissu adjacent au côté dorsal de cette gaîne, se développe une série d'apophyses cartilagineuses, qui sont les rudiments des arcs supérieurs, et qui s'appuient sur la gaîne cellulaire de la notochorde au niveau de la partie moyenne des divisions vertébrales.

Une couche osseuse superficielle se forme de très bonne heure sur chaque division vertébrale de la gaîne cellulaire, tandis que dans chacune des divisions intervertébrales, beaucoup plus courtes que les premières, se développe un épaississement cartilagineux annulaire de

(*) *ch*, notochorde. — *cs*, gaîne de la notochorde. — *k* et *k'*, tissu cartilagineux des arcs supérieurs et inférieurs. — *h*, apophyse hémale osseuse. — *n*, canal neural.

la gaîne, qui fait saillie en dedans de manière à étrangler la notochorde. Avant que cet épaississement ait atteint des proportions considérables, la notochorde s'étrangle assez au milieu de chaque division vertébrale, pour donner aux vertèbres une forme biconcave pendant une très courte période de la vie embryonnaire.

Le stade avec vertèbres biconcaves persiste pendant toute la vie chez les Pérennibranches et les Gymnophiones.

La principale particularité qui distingue dans son développement ultérieur la colonne vertébrale des Amphibiens de celle des Poissons, consiste dans l'accroissement énorme des épaississements *intervertébraux* mentionnés ci-dessus : ces épaississements deviennent tels, que

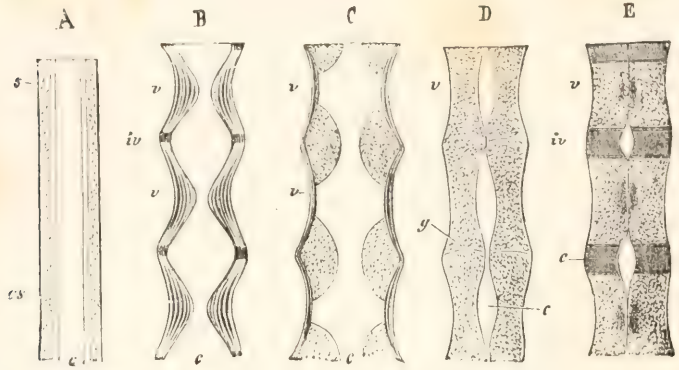


Fig. 336. — Représentation schématique du développement des vertèbres dans les divers types de Vertébrés (empruntée à Gegenbaur) (*).

dans les points où elle les traverse, la notochorde se trouve réduite à une mince bandelette, tandis que le cartilage qui les forme se différencie en deux segments appartenant, l'un à la vertèbre située en avant, l'autre à la vertèbre située en arrière, et dont le postérieur est convexe, l'antérieur concave. Toutefois, ces deux segments ne sont pas complètement séparés l'un de l'autre.

A la suite de ces transformations, chaque vertèbre se compose d'un mince cylindre osseux un peu en forme de sablier, renfermant dans sa partie moyenne une portion dilatée de la notochorde, et de deux moitiés de deux cartilages intervertébraux, dont l'une antérieure est

(*) A. Type idéal dans lequel des vertèbres distinctes ne se sont pas encore développées.

B. Type poisson, avec étranglements vertébraux de la notochorde.

C. Type amphibien, avec étranglements intervertébraux de la notochorde par les portions intervertébrales de la gaîne cellulaire.

D. Étranglement intervertébral de la notochorde tel qu'il s'opère chez les Reptiles et les Oiseaux.

E. Étranglement vertébral de la notochorde chez les Mammifères; les segments intervertébraux de la gaîne cartilagineuse se sont transformés en ligaments intervertébraux.

c, notochorde, — *cs*, gaîne cuticulaire de la notochorde. — *s*, gaîne cartilagineuse. — *v*, segments vertébraux. — *iv*, segments intervertébraux. — *g*, articulations intervertébrales.

convexe, l'autre postérieure concave. C'est ainsi que les vertèbres deviennent opisthocœles. Une coupe longitudinale schématique de la colonne vertébrale à ce stade est représentée dans la figure 336 *C*.

Dans l'intervalle, les arcs supérieurs, dont l'origine a été décrite plus haut, se sont solidement unis à la partie moyenne de chaque vertèbre, et ils s'étendent obliquement en haut et en arrière de manière à se rencontrer et à s'unir au-dessus de la moelle épinière. Les apophyses transverses des vertèbres sembleraient (Fick) se développer indépendamment des arcs vertébraux, bien qu'elles se fusionnent rapidement avec ces derniers. D'après Götte, les apophyses transverses sont doubles dans le tronc, ou sont au nombre de deux paires pour chaque vertèbre, et situées directement l'une au-dessus de l'autre. Les apophyses de chaque côté se fusionnent ensemble dans la suite.

Dans la queue se forment des arcs inférieurs, dont le développement est semblable à celui des arcs supérieurs.

La portion non étranglée de la notochorde qui persiste dans chaque vertèbre se transforme partiellement en cartilage.

Anoures. — Le développement de la colonne vertébrale s'opère, chez les Anoures, essentiellement de la même manière que chez les Salamandridés. On peut cependant en distinguer deux types. L'un se présente chez la plupart des Anoures et diffère principalement de celui des Salamandridés : 1° par la fusion précoce des arcs vertébraux avec la gaîne cellulaire de la notochorde ; 2° par l'accroissement plus rapide des épaississements intervertébraux de la gaîne cellulaire, qui amène l'oblitération hâtive et totale des parties intervertébrales de la notochorde ; 3° par la division complète de ces épaississements en un segment antérieur et un segment postérieur, qui s'unissent aux deux vertèbres contiguës et en constituent les surfaces articulaires. En outre, les vertèbres sont procœles et non opisthocœles.

Les parties vertébrales non étranglées de la notochorde persistent toujours jusqu'à ce que l'ossification des vertèbres ait eu lieu. Chez quelques formes, elles se conservent pendant la vie tout entière (*Rana*), tandis que chez d'autres elles disparaissent finalement en tout ou en partie.

Le second type de développement vertébral se rencontre dans les genres *Bombinator*, *Pseudis*, *Pipa* et *Pelobates*. Dans ces genres, la formation de la vertèbre s'effectue presque exclusivement sur le côté dorsal de la notochorde, de sorte que celle-ci forme une bande appliquée sur le côté ventral de la colonne vertébrale. Sous les autres rapports, le développement de la colonne vertébrale est le même que dans le premier cas ; cependant les parties vertébrales non étranglées de la notochorde paraissent se transformer partiellement en cartilage. Ce type de formation de la colonne vertébrale a été désigné sous le nom d'épichordal, par opposition au type plus normal ou périchordal.

Amniotes. — Chez les Amniotes, toute distinction entre une gaîne cellulaire notochordale et un tissu pour les arcs vertébraux a disparu ; ces deux formations se développent ensemble comme un tout continu

et constituent un tube non segmenté entourant la notochorde et pourvu d'une crête neurale qui, tout d'abord, est loin d'envelopper la moelle épinière. Ce tube se différencie, suivant la manière déjà décrite pour les autres types, en segments vertébraux munis d'arcs proprement dits, et en segments intervertébraux.

Reptiles. — Chez les Reptiles (Gegenbaur, n° 416), un tube cartilagineux en continuité avec les arcs supérieurs cartilagineux se développe autour de la notochorde. Ces arcs sont situés sur les segments vertébraux, dans lesquels l'ossification commence de très bonne heure, en même temps que la notochorde reste relativement dépourvue d'étranglements. Comme chez les Amphibiens, le cartilage s'épaissit au niveau des segments intervertébraux et étrangle peu à peu la notochorde. Peu après, dans chacun de ces derniers segments, le cartilage se divise en deux parties qui forment les surfaces articulaires de deux vertèbres contiguës.

Les caractères généraux de la colonne vertébrale, après que ces changements se sont accomplis, sont représentés dans la figure 336 *D*. Les changements ultérieurs sont relativement sans importance. Les segments intervertébraux étranglés de la notochorde disparaissent rapidement, tandis que les segments vertébraux se transforment en partie en cartilage et ne cessent de pouvoir se distinguer que beaucoup plus tard.

L'ossification s'étend du corps des vertèbres aux arcs et aux surfaces articulaires, de manière que la vertèbre tout entière finit par s'ossifier.

Les Ascalabotes (Geckos) présentent un type exceptionnel de colonne vertébrale, dont les caractères sont en grande partie ceux que l'on observe chez d'autres Lacertiens à un certain stade du développement. Le corps de chaque vertèbre est constitué par un tube osseux un peu en forme de sablier, qui s'unit aux vertèbres adjacentes par un court cartilage intervertébral. La notochorde est persistante et continue, et, à raison du faible développement des cartilages intervertébraux, elle est plus étroite au niveau des segments vertébraux qu'à celui des intervertébraux.

Oiseaux. — Chez les Oiseaux, le tube cellulaire qui se développe autour de la notochorde est beaucoup plus épais que chez les Reptiles. Au niveau des futures vertèbres, il est en continuité avec les arcs supérieurs qui, au début, n'entourent pas à beaucoup près la moelle épinière.

Vers le cinquième jour chez le Poulet, il se différencie en segments vertébraux situés en face de l'insertion des arcs supérieurs, et en segments intervertébraux intermédiaires aux premiers. Ces deux séries de segments ne diffèrent que par leurs caractères histologiques. Bientôt après, chaque segment intervertébral se divise en deux

parties qui s'unissent respectivement aux segments vertébraux adjacents. Toutefois, une partie de chacun des segments intervertébraux, celle qui est en contact immédiat avec la notochorde, échappe à cette division et donne ensuite naissance au ligament suspenseur (*ligamentum suspensorium*).

La notochorde reste d'abord indifférente pendant que ces changements s'accomplissent; mais plus tard, vers le septième jour chez le Poulet, chaque segment vertébral s'étrangle légèrement, de sorte que les vertèbres prennent temporairement, comme chez les Amphibiens, une forme biconcave, qui est une répétition de l'état permanent chez la plupart des Poissons. Toutefois, au neuvième et au dixième jour cet état a complètement disparu, et la notochorde s'est manifestement étranglée dans toutes ses portions intervertébrales; en même temps, deux étranglements de la notochorde ont apparu dans chaque segment vertébral, d'où résultent une dilatation dans la partie moyenne et une autre à chaque extrémité.

Au douzième jour, commence l'ossification des corps vertébraux cartilagineux.

Elle s'opère d'abord dans la deuxième ou la troisième vertèbre cervicale et se propage peu à peu à celles qui sont situées en arrière. Elle commence dans les arcs vertébraux un peu plus tard que dans les corps, et pour chaque arc il y a deux centres d'ossification, un de chaque côté.

La notochorde persiste pendant la plus grande partie de la vie embryonnaire et même dans le cours de la vie postembryonnaire. Fréquemment, les portions vertébrales les plus developpées disparaissent les premières complètement. Elles sembleraient, au moins dans beaucoup de cas (Gegenbaur), se convertir en cartilage et former ainsi une partie intégrante des vertèbres définitives. Pendant longtemps on peut découvrir dans les ligaments suspenseurs des vestiges des portions intervertébrales de la notochorde.

D'après Schwarck (n° 420), le cartilage se divise, dans les segments intervertébraux ainsi que dans les vertébraux, quoique moins nettement dans les premiers, en deux couches, une *interne* et une *externe*. Cet auteur pense que la couche interne correspond à la gaîne cartilagineuse de la notochorde des types inférieurs, et l'externe au tissu des arcs. L'ossification (Gegenbaur) des corps des vertèbres débute dans une couche cartilagineuse interne particulière, qui est probablement la même que la couche interne du stade précédent, bien que ce point ne soit pas encore établi d'une manière définitive.

Mammifères. — Le premier développement du tube cartilagineux périchordal et des arcs supérieurs est presque le même chez les Mammifères que chez les Oiseaux. La différenciation en segments verté-

braux et intervertébraux est semblable dans les deux groupes ; mais au lieu de se diviser comme chez les Reptiles et les Oiseaux en deux parties qui s'unissent aux vertèbres adjacentes, les segments intervertébraux *se transforment tout entiers, chez les Mammifères, en les ligaments intervertébraux* (fig. 338 *li*). Il existe trois centres d'ossification pour chaque vertèbre, deux pour les arcs et un pour le corps.

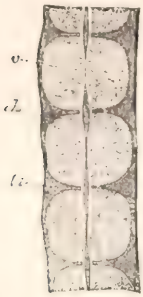


Fig. 337. — Coupe longitudinale de la colonne vertébrale d'un embryon humain de huit semaines prise dans la région thoracique (empruntée à Kölliker) (*).

Le sort de la notochorde diffère, sous d'importants rapports, de celui qui a été décrit chez les Oiseaux. Elle s'étrangle d'abord *au milieu de chaque vertèbre* (fig. 336 E et 337) et disparaît en ce point peu après l'ossification, tandis que dans les segments intervertébraux, l'étranglement est relativement nul (fig. 336 E, 337 et 338 *c*) ; et après avoir subi certains changements histologiques, *elle persiste pendant toute la vie et constitue une partie du noyau pulpeux placé au centre des ligaments intervertébraux* (1). Il y a

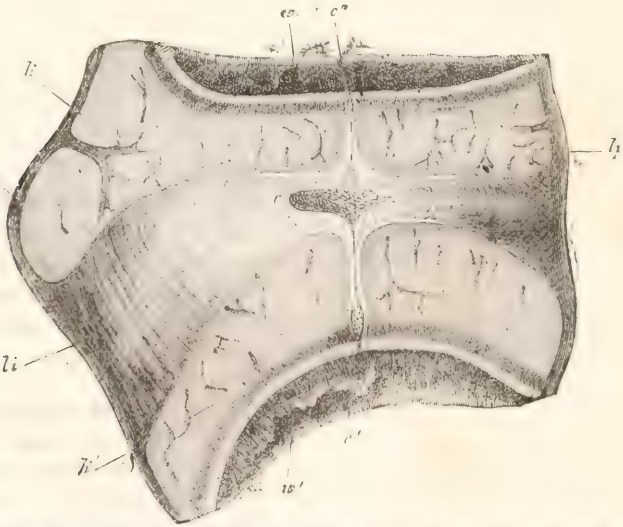


Fig. 338. — Coupe longitudinale d'un ligament intervertébral et des portions adjacentes de deux vertèbres de la région thoracique d'un embryon avancé de Brebis (empruntée à Kölliker) (**).

aussi un léger renflement de la notochorde près des deux extrémités

(1) Cette manière de voir a d'abord été mise en avant par Luschka et elle a été con-

(*) *v*, corps vertébral cartilagineux. — *li*, ligament intervertébral. — *ch*, notochorde.

(**) *la*, ligament longitudinal antérieur. — *lp*, ligament longitudinal postérieur. — *li*, ligament intervertébral. — *k*, *k'*, épiphyses des vertèbres. — *w* et *w'*, vertèbres antérieure et postérieure. — *c*, dilatation intervertébrale de la notochorde. — *c'* et *c''*, ses dilatations vertébrales.

de chaque vertèbre (fig. 338 *c'* et *c''*). Par la conservation des étranglements vertébraux de la notochorde chez les Mammifères, le mode de formation de la colonne vertébrale est plus primitif et a plus d'affinité avec le type poisson dans ce groupe que dans la majorité des Reptiles ou des Amphibiens.

(415) Cartier. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule (*Zeitschrift für wiss. Zool.*, XXV. Suppl. 1875).

(416) C. Gegenbaur. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule der Amphibien und Reptilien*. Leipzig, 1862.

(417) C. Gegenbaur. Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleichend anatomischen Bemerkungen (*Jenaische Zeitschrift*, III. 1863).

(418) C. Gegenbaur. Ueb. d. Skeletgewebe d. Cyclostomen (*Jenaische Zeitschrift*, V, 1870).

(419) Al. Götte. Beiträge zur vergleich. Morphol. des Skeletsystems d. Wirbelthiere, II. Die Wirbelsäule u. ihre Anhänge (*Archiv f. mikr. Anat.*, XV. 1878 (Cyclostomen, Ganoiden, Plagiostomen, Chimaera), et XVI. 1879 (Teleostier).

(420) Hasse und Schwarck. Studien zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule u. s. w. Hasse, *Anatomische Studien*, 1872.

(421) C. Hasse. *Das natürliche System d. Elasmobranchier auf Grundlage d. Bau u. d. Entwick. ihrer Wirbelsäule*. Jena, 1879.

(422) A. Kölliker. Ueber die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderen Fische (*Verhandlungen der physical. medicin Gesellschaft in Würzburg*, X).

(423) A. Kölliker. Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier insbesondere über die Wirbel der Lamnoidei (*Abhandlungen der senkenbergischen naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt*, V).

(424) H. Leboucq. Recherches sur le mode de disparition de la corde dorsale chez les vertébrés supérieurs (*Archives de Biologie*, I. 1880).

(425) Fr. Leydig. *Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien*. Berlin, 1853.

(426) Aug. Müller. Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule (*Müller's Archiv*. 1853).

(427) J. Müller. Vergleichende Anatomie der Myxinoiden u. der Cyklostomen mit durchbohrtem Gaumen, I. Osteologie und Myologie (*Abhandlungen der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*. 1834).

(428) W. Müller. Beobachtungen des pathologischen Instituts zu Jena, I. Ueber den Bau der Chorda dorsalis (*Jenaische Zeitschrift*, VI. 1871).

(429) A. Schneider. *Beiträge z. vergleich. Anat. u. Entwick. d. Wirbelthiere*. Berlin. 1879.

Côtes et sternum.

Côtes. — Bien que les recherches embryologiques sur le développement des côtes laissent encore à désirer, elles montrent cependant que ces organes naissent sous la forme de tiges cartilagineuses dans le tissu conjonctif des cloisons intermusculaires, et qu'elles sont situées (au moins chez les Ichthyopsidiens) au niveau de la ligne de séparation entre les portions dorso-latérales et ventro-latérales des plaques musculaires. Elles peuvent se fixer soit sur les arcs vertébraux inférieurs

firmée par Kölliker et d'autres embryologistes. Cependant, Leboucq (n° 424) est d'avis que les cellules de la notochorde se fusionnent au niveau des segments intervertébraux avec celles du tissu adjacent, et Dursy, ainsi que d'autres auteurs, conteste que le noyau pulpeux dérive de la notochorde.

Poissons), soit sur les arcs supérieurs (Amphibiens et Amniotes). Le tissu conjonctif dont elles dérivent est en continuité avec les apophyses vertébrales sur lesquelles elles se fixent; mais la transformation de ce tissu en cartilage est plus ou moins indépendante de celle des arcs, bien que dans beaucoup de cas le cartilage de ces deux parties forme un tout continu, la séparation des côtes étant due alors à un processus ultérieur de segmentation (Fick, n° 431). Il est possible que les côtes des Poissons ne soient pas homologues avec celles des Amphibiens et des Amniotes; mais jusqu'à ce que le contraire soit prouvé, on peut admettre pour plus de commodité, que les côtes sont des formations homologues dans toute la série des Vertébrés.

Chez les Élasmobranches, les côtes ont relativement moins d'importance chez l'adulte que chez l'embryon. Par une observation attentive de leur premier développement, je me suis assuré qu'elles se différencient *indépendamment* des hémapophyses auxquelles elles sont fixées, bien que le processus de différenciation soit tel que les deux formations sont absolument en continuité lorsqu'elles se sont transformées en cartilage. Plus tard, les côtes se séparent des hémapophyses. Au point de réunion de la queue et du tronc, là où les hémapophyses commencent à se prolonger du côté ventral pour s'unir ensuite dans la région de la queue au-dessous de la veine caudale, elles émettent, sur les côtés, de courtes apophyses sur lesquelles se fixent les côtes (fig. 333 *r. p*). Il en résulte clairement que, chez les Élasmobranches, les hémapophyses dirigées du côté ventral ne sont en aucun point formées par les côtes.

Les homologies des côtes sont très difficiles à déterminer chez les Ganoïdes et les Téléostéens.

On rencontre, chez les Ganoïdes cartilagineux, des formations costiformes bien développées, que l'on pourrait regarder comme les homologues des côtes des Élasmobranches, et qui, en fait, le sont probablement; mais en même temps leurs rapports sont, à certains égards, très différents de ceux des côtes des Elasmobranches dans la région caudale. Chez les Ganoïdes, les côtes, en se rapprochant de la queue, deviennent plus courtes, puis se fusionnent avec les extrémités des hémapophyses, et enfin, dans la région caudale, forment avec celles-ci un canal hémal fermé qui, à première vue, ressemble à celui des Elasmobranches.

Chez le *Lepidosteus* et l'*Amia*, surtout chez le premier, ce phénomène est encore plus marqué, et chez le *Lepidosteus* on peut voir facilement, en allant d'avant en arrière, les côtes se recourber et s'unir du côté ventral dans la région de la queue pour former avec les hémapophyses un canal hémal complet.

On aurait pu croire que les Téléostéens se comporteraient comme les Ganoïdes osseux; mais d'après des observations faites sur des Téléostéens adultes, il semble évident que les rapports des parties en question sont les mêmes que chez les Élasmobranches, c'est-à-dire que les côtes ne prennent aucune part à la formation du canal hémal dans la queue. Cependant Aug. Müller et Gotte ont rapporté des faits embryologiques (qui toutefois ne sont

pas décisifs) tendant à établir que chez l'embryon, les côtes se fusionnent en réalité avec les hémapophyses dans la queue, et contribuent ainsi, comme chez les Ganoïdes, à la formation du canal hémal. Götte pense, en outre, que les côtes des Elasmobranches ne sont pas les homologues de celles des Téléostéens et des Ganoïdes, mais que, dans la queue, les hémapophyses sont homologues dans les trois groupes.

Sans admettre nécessairement les vues de Götte, il importe de faire remarquer que les affinités incontestablement étroites qui existent entre les Ganoïdes osseux et les Téléostéens plaident en faveur de la manière de voir sur les hémapophyses des Téléostéens, à laquelle il a été conduit par des faits embryologiques.

Chez les Amphibiens, la formation des côtes aux dépens du tissu conjonctif des cloisons intermusculaires, leur union secondaire avec les apophyses transverses des arcs supérieurs et leur séparation ultérieure d'avec ces apophyses, ont été d'abord clairement indiquées par Fick (N° 431), dont les données ont été ensuite confirmées par Hasse, Born, etc., et en partie par Götte. D'après ce dernier auteur cependant, bien que leur transformation en cartilage soit indépendante des apophyses tranverses, elles naissent sous la forme d'expansions membraneuses de ces apohyses.

Chez les Amniotes, les côtes se constituent aussi d'une manière indépendante (Hasse et Born), bien que dans la suite elles s'unissent aux apophyses transverses ainsi qu'aux corps des vertèbres, ou aux apophyses transverses seulement. Cette union, cependant, d'après la majorité des naturalistes compétents, ne s'effectue jamais par la coalescence du cartilage des deux parties, mais toujours par du tissu fibreux, bien que Hoffmann (N° 435) diffère d'opinion sur ce sujet, et qu'il pense que les côtes sont d'abord en continuité avec les segments intervertébraux du tube cartilagineux primitif qui entoure la notochorde.

Sternum. — Il sera bon, en traitant du développement du sternum, de faire abstraction de l'interclaviculaire ou épisternum, qui n'est, à vrai dire, qu'une partie de la ceinture scapulaire, et de nous en tenir au sternum proprement dit.

Cette formation se rencontre chez tous les Amniotes, à l'exception des Ophidiens, des Chéloniens et de quelques Amphisbènes.

D'après les anciennes recherches de Rathke et celles plus récentes de Götte, etc., il résulte que le sternum est toujours dû à la coalescence des extrémités ventrales d'un certain nombre de côtes. Ces extrémités s'unissent entre elles d'avant en arrière et donnent ainsi naissance à deux bandes cartilagineuses. Celles-ci se séparent des côtes avec lesquelles elles sont d'abord en continuité, et se fusionnent dans la suite sur la ligne médiane ventrale pour constituer un sternum impair. Le présternum (*manubrium sterni*) et le xiphosternum des Mammifères ont la même origine que la partie principale ou corps du sternum (Ruge, n° 438).

Il n'existe, chez les Amphibiens, aucune formation qui, d'après son mode de développement, puisse rigoureusement entrer en comparai-

son avec le sternum des Amniotes ; d'où il suit qu'on doit considérer comme encore pendante la question de savoir si la formation médiane située en arrière des coracoïdes chez les Anoures, et qui est ordinairement désignée sous le nom de sternum, est réellement l'homologue du sternum des Amniotes (1).

Le reste des Ichthyopsidiens est sans aucun doute dépourvu de sternum.

(430) C. Claus. Beiträge z. vergleich. Osteol. d. Vertebraten. I. Rippen u. unteres Bogensystem (*Sitz. d. kaiserl. Akad. Wiss. Wien*, LXXIV. 1876).

(431) A. E. Fick. Zur Entwicklungsgeschichte d. Rippen und Querfortsätze (*Archiv f. Anat. und Physiol.* 1879).

(432) C. Gegenbaur. Zur Entwick. d. Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleich. anat. Bemerk. (*Jenaische Zeit.*, III. 1867).

(433) A. Gotte. Beiträge z. vergleich. Morphol. d. Skeletsystem d. Wirbelthiere Brustbein u. Schultergürtel (*Archiv f. mikr. Anat.*, XIV. 1877).

(434) C. Hasse u. G. Born. Bemerkungen üb. d. Morphologie d. Rippen (*Zoologischer Anzeiger*. 1879).

(435) C. K. Hoffmann. Beiträge z. vergl. Anat. d. Wirbelthiere (*Niederländ. Archiv Zool.*, IV. 1878).

(436) W. K. Parker. A monograph on the structure and development of the shoulder-girdle and sternum. *Ray Soc.* 1867.

(437) H. Rathke. *Ueb. d. Bau u. d. Entwicklung d. Brustbeins d. Saurier*. 1853.

(438) G. Ruge. Untersuch. üb. Entwick. am Brustbeine d. Menschen (*Morphol. Jahrbuch.*, VI. 1880).

(1) La pièce dite *sternum* chez les Amphibiens se développe dans le voisinage immédiat de certaines côtes abdominales rudimentaires, et Ruge a soutenu avec quelque raison (contre Gotte) qu'elle peut, par suite, être une formation rudimentaire de même nature que le *sternum* des types supérieurs.

CHAPITRE XIX.

CRANE.

Trois groupes distincts d'éléments peuvent entrer dans la constitution du crâne : 1° le crâne proprement dit, composé de véritables éléments endosquelettiques préformés à l'état de cartilage, auxquels s'ajoutent ordinairement des éléments osseux exosquelettiques qui prennent naissance suivant le mode décrit page 499, et que l'on désigne, chez les types supérieurs, sous le nom d'os d'origine membraneuse; 2° les arcs viscéraux, qui consistent primitivement en tiges cartilagineuses, mais qui, chez les types supérieurs, sont suppléés dans une large mesure ou même remplacés par des éléments exosquelettiques; 3° les cartilages labiaux.

Ces parties se présentent elles-mêmes sous les formes les plus diverses; leur étude constitue un des chapitres les plus importants de la morphologie des Vertébrés et a toujours été pour les anatomistes un sujet favori. A la fin du dernier siècle et pendant la première moitié du siècle actuel, Gœthe, Oken, Cuvier, Owen et beaucoup d'autres anatomistes se sont occupés de la morphologie du crâne au point de vue de l'anatomie de l'animal adulte, tandis que Dugès et, plus près de nous, Rathke, jetaient les fondements d'une étude embryologique de sa morphologie. Huxley inaugura pour l'étude du crâne une ère nouvelle par sa conférence « *Croonian* » en 1858 (1), et plus tard par ses leçons sur l'anatomie comparée faites devant le « Royal College of Surgeons ». Dans ces leçons, Huxley réfuta l'opinion alors généralement acceptée que le crâne fût composé de quatre vertèbres, et il posa les bases d'une méthode plus exacte dans la recherche des homologies de ses parties constituantes. Depuis lors, la connaissance du développement du crâne a fait de grands progrès. En Angleterre, Parker a publié sur ce sujet nombre de mémoires très intéressants, dont l'ensemble forme une contribution fort remarquable à nos connaissances sur l'ontogénie du crâne dans une série de types, et en Allemagne, la monographie de Gegenbaur sur le squelette céphalique

(1) Voyez *Ann. of nat. Hist.*, 3e sér., t. III, p. 414 (1859). (Trad.)

des Élasmobranches a beaucoup aidé à une interprétation scientifique de la nature du crâne.

Les particularités les plus importantes du développement du crâne seront seules abordées dans ce chapitre.

Nous décrirons en premier lieu le développement des éléments cartilagineux du crâne.

Crâne. — L'encéphale est tout d'abord enveloppé par une couche continue de mésoblaste appelée crâne membraneux, dans la base de laquelle se continue, sur une certaine étendue, la partie antérieure de la notochorde. Le crâne cartilagineux primitif se constitue par une différenciation qui survient dans le crâne membraneux, et il se compose toujours des parties suivantes (fig. 339) :

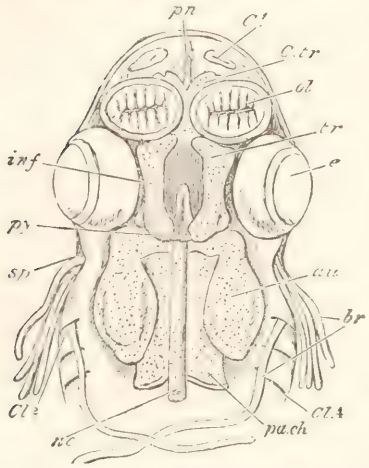


Fig. 339. — Tête d'embryon de Roussette au deuxième stade. Base du crâne vue d'en haut, après enlèvement du contenu de la cavité crânienne (empruntée à Parker) (*).

1° D'une paire de plaques cartilagineuses situées de chaque côté du segment céphalique de la notochorde et dites *plaques parachordales* (*pa. ch*). Ces plaques forment avec la notochorde (*nc*), qui leur est intermédiaire, un plancher sur lequel reposent les cerveaux postérieur et moyen. La plaque continue qu'elles forment avec la notochorde est désignée sous le nom de *plaque basilaire*.

2° D'une paire de tiges formant un plancher pour le cerveau antérieur et connues sous le nom de *trabécules* (*tr*). Elles s'étendent en avant à partir des plaques parachordales. Elles se rencontrent en arrière en embrassant l'extrémité antérieure de la notochorde, et, après s'être écartées sur une certaine longueur, elles se recourbent de nouveau en dedans, de manière à circonscrire une aire appelée espace pituitaire. En avant de cet espace, elles restent en contact et s'unissent ordinairement. Elles s'étendent du côté antérieur jusque dans la région nasale (*pn*).

3° Des capsules cartilagineuses des organes des sens. De ces capsules, l'auditive (*au*) et l'olfactive (*ol*) s'unissent plus ou moins étroitement aux parois crâniennes ; quant aux capsules optiques, qui forment les sclérotiques ordinairement cartilagineuses, elles restent distinctes.

Plaques parachordales et notochorde. — Le premier de ces groupes d'éléments, c'est-à-dire les plaques parachordales et la notochorde,

(*) *ol*, sac olfactif. — *au*, capsule auditive. — *nc*, notochorde. — *py*, corps pituitaire. — *pa.ch*, cartilage parachordal. — *e*, trabecule. — *inf*, infundibulum. — *C.tr*, cornes des trabecules. — *pn*, élément presseul. — *sp*, fente de l'event. — *br*, branches externes. — *Cl. 2, 4*, fentes viscérales.

dont l'ensemble constitue la plaque basilaire, est toujours un prolongement non segmenté du tissu axial de la colonne vertébrale. Il forme le plancher pour le segment de l'encéphale qui appartient à la partie postorale primitive de la tête (Voy. p. 294), et son extension est approximativement celle du basi-occipital du crâne adulte. Son mode de développement est presque identique à celui de la colonne vertébrale, à cela près que la notochorde, même chez beaucoup de formes où elle persiste dans la colonne vertébrale, disparaît dans la plaque basilaire, bien que, dans un certain nombre de cas, on en trouve des vestiges chez l'adulte.

Il convient de dire ici quelques mots relativement à la notochorde dans le crâne. Elle s'étend toujours le long du plancher des cerveaux moyen et postérieur ; mais elle se termine immédiatement en arrière de l'infundibulum. Les limites de son extension en avant sont clairement indiquées dans la figure 50. Fréquemment, son extrémité antérieure éprouve, corrélativement à la flexion crânienne, une incurvation du côté ventral, et parfois (Élasmobranches) se recourbe presque en arrière (fig. 340).

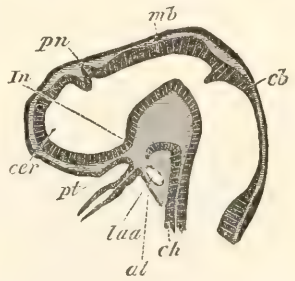


Fig. 340. — Coupe longitudinale de l'encéphale d'un jeune embryon de *Pristiurus* (*).

Kölliker a fait voir que chez le Lapin (1) (et je crois qu'un phénomène plus ou moins semblable doit s'observer également chez les Oiseaux), l'extrémité antérieure de la notochorde est reliée à l'hypoblaste du pharynx qui touche mmédiatement à l'orifice du corps pituitaire ; mais on ne voit pas clairement si cette disposition doit être considérée comme un vestige d'une union primitive de la notochorde à l'hypoblaste, ou comme le résultat d'une union secondaire.

Avant la formation des plaques parachordales, l'extrémité antérieure de la notochorde s'est ordinairement en partie atrophiée, et souvent un peu recourbée du côté dorsal. Elle présente fréquemment dans la plaque basilaire deux ou un plus grand nombre de renflements, qui ont été regardés par Parker et Kölliker comme des indices d'une segmentation de cette plaque ; mais ils me paraissent difficilement susceptibles de recevoir une telle interprétation.

Chez les Élasmobranches où, comme on l'a vu plus haut, un type très primitif de la colonne vertébrale a été conservé, nous trouvons que la plaque basilaire se compose au début : 1° de la notochorde revêtue de sa gaîne cartilagineuse ; 2° de masses latérales de cartilage, les

(1) *Embryologische Mittheilungen* (*Festschrift d. Naturfor. Gesell.*, Halle, 1879).

(*) *cer*, rudiment de l'hémisphère cérébral. — *pn*, glande pinéale. — *In*, infundibulum. — *pt*, involution orale destinée à former le corps pituitaire. — *mb*, cerveau moyen. — *cb*, cervelet. — *ch*, notochorde. — *al*, tube digestif. — *laa*, artère de l'arc mandibulaire.

plaques parachordales, homologues avec le tissu des arcs vertébraux. Ce développement indique vraisemblablement que *la plaque basilaire renferme en elle les mêmes éléments que ceux dont sont formés les arcs neuraux et les corps des vertèbres dans la colonne vertébrale ;* mais qu'*elle ne dépasse jamais le stade non segmenté qui caractérise au début cette dernière.* L'extrémité postérieure de chaque plaque parachordale constitue un condyle qui s'articule avec la première vertèbre, de sorte qu'il existe toujours deux condyles occipitaux dans le crâne cartilagineux. La plaque basilaire s'accroît constamment vers le haut, du côté postérieur (fig. 342, *so*), et donne naissance à un anneau cartilagineux complet, qui entoure la moelle allongée de la même manière que les arcs neuraux entourent la moelle épinière. Il forme un anneau cartilagineux occipital ; en avant de lui, la plaque basilaire se continue latéralement avec les capsules cartilagineuses périotiques, et en dessus, l'anneau occipital s'étend d'ordinaire en avant pour constituer la voûte crânienne de la partie de l'encéphale comprise entre ces capsules. Chez les Vertébrés supérieurs, les cartilages périotiques peuvent se développer en continuité avec les plaques basilaires (fig. 341).

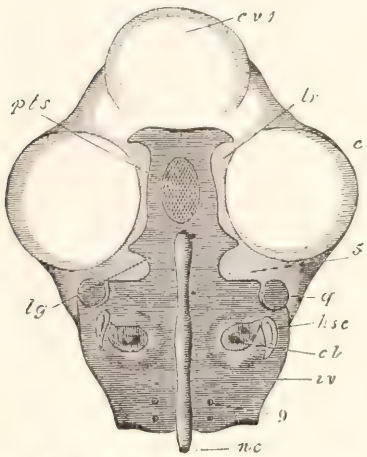


Fig. 341. — Masse d'investissement et trabécules, vues d'en haut, chez un Poulet au quatrième jour de l'incubation (d'après Parker) (*).

Trabécules. — En formant un plancher pour la vésicule cérébrale antérieure, les trabécules, en tant qu'il s'agit simplement de leurs rapports anatomiques, jouent, vis à vis de cette vésicule, le même rôle que les plaques parachordales à l'égard des cerveaux moyen et postérieur. Elles diffèrent cependant de ces dernières par cette particularité importante, qu'elles n'entourent pas la notochorde, excepté à leur extrémité postérieure (fig. 339).

Ainsi que nous l'avons vu, la notochorde constitue le squelette axial primitif du corps, et son absence dans la majeure partie de la région des trabécules semblerait indiquer, comme l'a signalé Gegenbaur, que ces tiges, malgré leur ressemblance avec les plaques parachordales, ont une autre signification morphologique.

*. Toute la partie supérieure de la tête a été enlevée. Les portions cartilagineuses du crâne sont indiquées par les lignes d'ombre horizontales foncées.

cvt, vésicule cérébrale (sectionnée). — *e*, œil. — *nc*, notochorde. — *iv*, masse d'investissement. — 9, orifice de sortie du nerf de la neuvième paire. — *cl*, limaçon. — *hsc*, canal semi-circulaire horizontal. — *q*, cartilage carré. — 5, échancrure pour le passage du nerf de la cinquième paire. — *lg*, extrémité antérieure étalée de la masse d'investissement. — *pts*, espace pituitaire. — *tr*, trabécules (par erreur, la ligne *tr* n'a pas été prolongée jusqu'au cartilage).

Les morphologistes ont beaucoup discuté la nature des trabécules. L'opinion qu'elles ne peuvent être considérées comme le segment antérieur de l'axe vertébral est appuyée par cette considération, que la limite antérieure du squelette axial primitif, telle que l'indique la notochorde, coïncide exactement avec la limite que nous avons été conduits à assigner, pour des raisons toutes différentes, entre le cerveau antérieur et le reste de l'axe nerveux. Mais tandis que cette distinction entre les plaques parachordales et les trabécules doit, à mon avis, être admise, je ne vois aucune raison à opposer à l'hypothèse que les trabécules soient des lames qui se sont développées pour servir d'appui à la base du cerveau antérieur, pour les mêmes causes physiologiques que les plaques parachordales se sont formées sur les côtés de la notochorde pour soutenir la base du cerveau postérieur. Quelques anatomistes ont considéré les trabécules comme une paire d'arcs branchiaux; mais aujourd'hui cette vue est généralement abandonnée. On les a également regardées comme équivalentes à une paire d'arcs neuraux bien définis entourant l'extrémité antérieure de l'encéphale. L'extension primitive de la base du cerveau antérieur à travers l'espace pituitaire est un argument, non dépourvu de valeur, qui a été invoqué pour soutenir cette manière de voir.

Chez le plus grand nombre des formes inférieures, les trabécules naissent d'une manière absolument indépendante des plaques parachordales, bien que les deux sortes d'éléments ne tardent pas à s'unir entre eux; mais chez les Oiseaux (fig. 341) et les Mammifères, les plaques parachordales et les trabécules se développent comme un tout continu. La ligne suivant laquelle elles s'unissent est marquée d'une crête cartilagineuse appelée clinoïde postérieure.

Les trabécules sont ordinairement quelque peu en forme de lyre; elles se réunissent en avant et en arrière, et circonscrivent entre leurs parties moyennes un espace pituitaire étendu (fig. 339 et 341). La base tout entière du cerveau antérieur fait primitivement saillie à travers cet espace; mais celui-ci se rétrécit peu à peu jusqu'à ce que, d'habitude, il ne renferme plus que le corps pituitaire. Il est toujours traversé par les carotides chez l'embryon; mais chez les formes supérieurs adultes, il n'est plus perforé. Les trabécules s'unissent bientôt à la fois en avant et en arrière, et constituent une plaque unique placée sous le cerveau antérieur et qui se prolonge dans la région nasale (1). Une expansion verticale particulière de cette lame dans la région de l'orbite, forme la cloison interorbitaire des Téléostéens, des Lacertiens et des Oiseaux (fig. 342, *ps*), sur la face supérieure de laquelle repose la partie antérieure de l'encéphale. Le plancher trabéculaire de l'encéphale ne reste pas longtemps simple. Ses côtés s'accroissent verticalement en haut et forment, pour le cerveau, une paroi latérale dans

(1) Chez l'homme (Kölliker), les trabécules forment dès le début une lame continue en avant de l'espace pituitaire, et ce dernier acquiert de très bonne heure un plancher cartilagineux.

laquelle on peut, chez les types supérieurs, distinguer deux régions : une *alisphénoïdale* (fig. 342, *as*) en arrière, qui provient de la partie appelée *basisphénoïdale* des trabécules primitives, et une *orbitosphénoïdale* en avant, qui naît de la région *présphénoïdale* des trabécules. La paroi latérale du crâne formée par ces lames est d'abord continue. A l'extrémité antérieure de l'encéphale, elles se continuent en dedans et séparent plus ou moins complètement la cavité crânienne proprement dite de la région nasale située en avant. La portion du cartilage qui forme la limite antérieure de la cavité crânienne reçoit le nom de *région ethmoïdale latérale;* elle est toujours perforée pour livrer passage aux nerfs olfactifs.

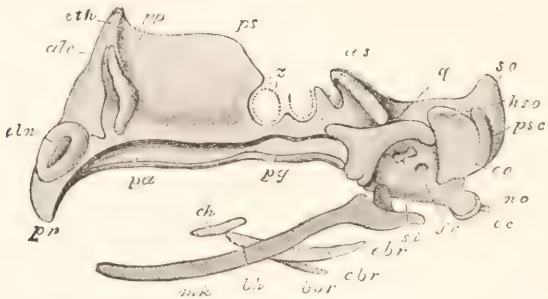


Fig. 342. — Vue latérale du crâne cartilagineux de Poulet au septième jour de l'incubation (d'après Parker) (*).

Les parois cartilagineuses qui s'élèvent du plancher trabéculaire du crâne s'étendent en général en haut de manière à former à la cavité crânienne une voûte, à la vérité presque toujours incomplète. Chez les types supérieurs, plus particulièrement les Mammifères, on ne peut guère dire que cette voûte se forme jamais. La partie des trabécules située en avant de l'encéphale constitue la région ethmoïdale. La portion basilaire de cette région forme une lame internasale, de laquelle peut s'élever une cloison internasale (fig. 342). Sur les côtés de cette cloison se fixent les capsules olfactives; on y voit en outre, en avant, ordinairement deux prolongements latéraux, les cornes des trabécules, tandis que de la partie postérieure de la lame ethmoïdale, qui forme la limite antérieure de la cavité crânienne, naît fréquemment une apophyse préfrontale ou ethmoïdale latérale.

(*) *pn*, cartilage prénasal. — *aln*, cartilage alinasal. — *ale*, cartilage alicthmoïde ; immédiatement au dessous on voit le cartilage aliseptal. — *eth*, ethmoïde. — *pp*, *pars plana*. — *ps*, présphénoïde ou cloison interorbitaire. — *pa*, palatin. — *pg*, ptérygoïde. — *z*, nerf optique. — *as*, alisphénoïde. — *q*, os carré. — *st*, étrier. — *fr*, fenêtre ronde. — *hso*, canal semi-circulaire horizontal, et *psc*, canal semi-circulaire vertical postérieur, vus l'un et l'autre par transparence à travers le cartilage. — *so*, sus-occipital. — *eo*, exoccipital. — *oc*, condyle occipital. — *nc*, notochorde. — *mk*, cartilage de Meckel. — *ch*, cératohyal. — *bh*, basihyal. — *cbr*, et *ebr*, cératobranchial. — *bbr*, basibranchial.

Ces apophyses, ainsi que d'autres qui naissent également des trabécules, ont été parfois considérées comme des arcs branchiaux préoraux rudimentaires. J'ai déjà dit que, dans mon opinion, l'existence d'arcs branchiaux dans cette région est tout à fait invraisemblable, et je puis ajouter que le développement de ces formations comme appendices du crâne est par lui-même, selon moi, un argument presque décisif contre leur nature d'arcs branchiaux, par la raison que les véritables arcs branchiaux ne naissent presque jamais, ou peut-être jamais, de cette manière.

Capsules sensorielles. — La plus importante de ces capsules est la capsule auditive, qui, comme nous l'avons vu, se fusionne intimement avec les parois latérales du crâne. En avant, se trouve d'ordinaire une fente qui la sépare de la région alisphénoïdale du crâne, et par laquelle sort la troisième branche du trijumeau. Cette fente se rétrécit

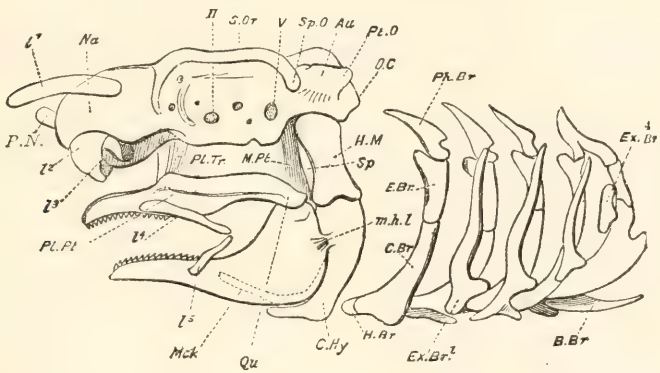


Fig. 343. — Crâne de Roussette adulte, vu de côté (emprunté à Parker) (*).

ensuite et se réduit à un petit orifice (fig. 343, *V*). Le cartilage de la sclérotique est toujours libre ; mais il détermine dans la région du crâne près de laquelle il est situé des modifications profondes. L'enveloppe nasale forme, chez les Élasmobranches (fig. 343, *Na*), une capsule ouverte en dessous et en continuité avec la région ethmoïdale des trabécules. Toutefois, chez la plupart des types, elle s'unit encore plus intimement à la région ethmoïdale et aux parties accessoires qui s'y rattachent.

Le crâne cartilagineux, dont nous venons d'esquisser à grands traits

(*) *O.C*, condyle occipital. — *Au*, capsule périotique. — *Pt.O*, bourrelet ptérotique. — *Sp.O*, apophyse sphénotique. — *S.Or*, bourrelet sus-orbitaire. — *Na*, capsule nasale. — *P.N*, cartilage prénasal. — *II*, trou optique. — *V*, orifice de sortie du trijumeau. — *Pl.Pt.*, *Qu*, arcade ptérygo-carrée. — *M.Pt*, ligament métaptérygoïde (contenant un petit cartilage). — *Pl.Tr*, ligament ethmo-palatin ou palato-trabéculaire. — *Mck*, mâchoire inférieure. — *Sp*, évent. — *H.M*, hyomandibulaire. — *C.Hy*, cératohyal. — *m.h.l*, ligament mandibulo-hyoïdien. — *Ph.Br*, pharyngobranchial. — *E.Br*, épibranchial. — *C.Br*, cératobranchial. — *H.Br*, hypobranchial. — *B.Br*, basibranchial. — *Ex.Br*^{1},.... *Ex.Br*^{4}, cartilages extrabranchiaux. — $l^1, l^2, \ldots l^5$, cartilages labiaux. — Les lignes ponctuées dans *Mck* désignent le basihyal.

le développement, persiste à l'âge adulte, sans même qu'il s'y ajoute des os dermiques, chez les Cyclostomes, les Élasmobranches (fig. 343) et les Holocéphales. On le rencontre également chez les Ganoïdes sélachoïdiens adultes ; mais il est recouvert par des os d'origine membraneuse. Dans l'embryon de tous les autres types, son existence est constante, mais il est plus ou moins remplacé chez l'adulte par du tissu osseux.

Squelette branchial.

Le type le plus primitif de squelette branchial, chez les formes actuelles, semble être celui des *Petromyzontidæ*, qui se développe dans un tissu sous-dermique superficiel, et se compose d'une série de tiges cartilagineuses réunies par des pièces transversales de manière à former un treillis. On le désigne sous le nom de système extra-branchial, et il est représenté dans la figure 54 à l'un des premiers stades de son développement chez la Lamproie. Ce système est remplacé, dans les formes plus élevées, par une série de tiges appelées arcs branchiaux, qui sont disposées de manière à servir de soutien à une suite de poches branchiales. Outre ces arcs, il peut y avoir, chez quelques formes primitives (Élasmobranches), des éléments cartilagineux que l'on suppose être des vestiges du système extra-branchial (fig. 343, *Ex. Br*) ; il s'y ajoute ordinairement encore une série d'os dermiques, dont nous traiterons dans un paragraphe spécial. Les arcs branchiaux se développent à l'état de simples baguettes cartilagineuses, dans les parties profondes du mésoblaste qui constitue les arcs branchiaux primitifs.

La situation des arcs branchiaux relativement à la somatopleure et à la splanchnopleure peut se déterminer d'après leurs rapports avec les cavités dites céphaliques. Ces cavités s'atrophient avant la formation des arcs branchiaux cartilagineux ; mais on remarquera (fig. 344) que l'artère de chaque arc (*aa*) est située au côté interne de la cavité céphalique correspondante (*pp*). L'arc cartilagineux se développe à une période ultérieure au côté interne de l'artère, et par conséquent aussi, au côté interne de la partie de la cavité générale qui existait primitivement dans les arcs.

Un arc antérieur appelé arc mandibulaire, et un second arc, l'arc hyoïdien, situés, le premier en avant de la fente hyomandibulaire, le second en avant de la fente hyobranchiale, se développent chez tous les types. Les arcs suivants sont les arcs branchiaux proprement dits, et ne se développent complètement que chez les Ichthyopsidiens.

Il peut exister chez quelques Requins (*Notidani*) sept arcs branchiaux, non compris les arcs hyoïdien et mandibulaire. Chez d'autres Ichthyopsidiens, il en existe ordinairement cinq, du moins chez l'embryon, tandis que chez les Amniotes, il n'y a dans la règle que deux ou trois

arcs membraneux post-hyoïdiens, dans l'intérieur desquels se forme le plus souvent une tige cartilagineuse. La figure 345 montre, chez le Chien de mer (*Scyllium*), la forme générale de ces arcs à un stade précoce du développement.

L'état de simplicité de ces arcs chez l'embryon rend très probable l'existence, à une certaine époque, de formes pourvues d'un squelette branchial simple de cette sorte; toutefois, de telles formes n'existent plus actuellement. Dans tous les cas, le premier arc a changé de fonction et s'est transformé en un squelette destiné à soutenir la bouche. Bien qu'il conserve chez quelques formes ses fonctions branchiales, l'arc hyoïdien a été le plus souvent appelé à remplir d'autres fonctions et a subi par suite des modifications particulières diverses. Les arcs branchiaux proprement dits conservent leurs fonctions branchiales chez les Poissons et quelques Amphibiens; mais ils se modifient secondairement et disparaissent pour la plus grande partie chez les formes abranches. Puisque les changements éprouvés par les arcs branchiaux proprement dits sont beaucoup moins compliqués que ceux des arcs hyoïdien et mandibulaire, nous traiterons d'abord des premiers.

Fig. 344. — Coupe horizontale de l'avant-dernier arc viscéral d'un embryon de *Pristiurus* (*).

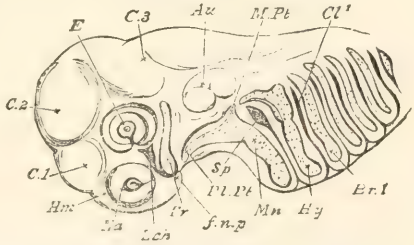


Fig. 345. — Tête d'un embryon de Roussette de onze lignes de longueur (empruntée à Parker) (**).

Ainsi que nous l'avons déjà dit, ces arcs sont fort nombreux chez certaines formes très primitives (sept chez le *Notidanus*), tandis qu'à mesure que l'on s'élève dans la série, les arcs postérieurs ont une tendance à disparaître. Cette tendance résulte d'une atrophie graduelle des poches branchiales postérieures, qui a commencé à un stade de l'évolution des chordata de beaucoup antérieur à l'apparition des arcs branchiaux cartilagineux ou osseux, et qui a atteint son plus haut degré chez les Amniotes.

Dans un arc branchial complètement développé, la tige cartilagineuse primitivement simple se divise en une série de segments, ordinairement quatre, articulés entre eux de manière à être plus ou

(*) *ep*, épiblaste. — *vc*, diverticule hypoblastique qui formera les parois d'une fente viscérale. — *pp*, segment de la cavité générale dans l'arc viscéral. — *aa*, crosse aortique.

(**) *Tr*, trabécules. — *Pl.Pt*, ptérygo-carré. — *M.Pt*, région métaptérygoïdienne. — *Mn*, cartilage mandibulaire. — *Hy*, arc hyoïdien. — *Br.1*, première arc branchial. — *Sp*, fente mandibulo-hyoïdienne. — *Cl1*, fente hyobranchiale. — *Lch*, gouttière au-dessous de l'œil. — *Na*, rudiment olfactif. — *E*, globe oculaire. — *Au*, masse auditive. — *Cl*, 2, 3, vésicules cérébrales. — *Hm*, hémisphères cérébraux. — *f.n.p*, bourgeon naso-frontal.

moins mobiles, et qui restent cartilagineux, ou s'ossifient en partie ou en totalité. Chaque tige (fig. 343) constitue une formation un peu arquée qui embrasse le pharynx. Le segment dorsal, dirigé presque horizontalement, est désigné sous le nom de pharyngobranchial (*Ph. Br.*); les deux suivants ont reçu les noms d'épibranchial (*E. Br*) et de cératobranchial (*C. Br*), et le segment ventral, celui d'hypobranchial (*H. Br*). Il existe aussi, chez les formes types, un segment basilaire impair, le segment basibranchial (*B. Br*), qui réunit les arcs des deux côtés. Les arcs sont fréquemment pourvus de rayons cartilagineux qui supportent les lamelles branchiales.

D'ordinaire se développent, chez les Téléostéens, des plaques dentaires qui forment un recouvrement exosquelettique sur certaines parties des arcs branchiaux.

Chez les Amphibiens, quatre ou trois arcs branchiaux seulement existent chez l'embryon. Ces parties persistent plus ou moins complètement chez les Pérennibranches et les Caducibranches; mais chez les Myctodères et les Anoures, elles sont très réduites et s'unissent d'une manière intime avec l'arc hyoïdien.

Fig. 346. — Jeune Grenouille dont la queue vient d'être résorbée. Vue latérale du crâne (empruntée à Parker) (*).

Elles n'atteignent jamais un développement considérable chez les Anoures et se réduisent bientôt à une plaque (fig. 346), la plaque basihyale et la plaque basibranchiale fusionnées, dont les apophyses postérieures représentent les restes des arcs branchiaux.

D'après Parker, l'apophyse postérieure de cette plaque, chez l'adulte, est un reste du quatrième arc branchial; la suivante correspond au troisième arc, tandis que la lamelle antérieure située en arrière de l'os hyoïde est considérée par cet auteur (bien que ce point soit encore entouré de quelque incertitude) comme un vestige des deux premiers arcs.

Chez les Amniotes, la dégradation des arcs branchiaux est portée encore plus loin, fait qui est en rapport avec la disparition absolue de respiration branchiale à toutes les périodes de la vie. Les restes de ces arcs constituent des parties plus ou moins importantes de l'os hyoïde et n'ont pour fonction que de servir de soutien à la langue.

(*) *Au*, capsule auditive, en avant de laquelle est la paroi crânienne latérale. — *A.N*, narine externe. — *St.Hy*, [illegible]. — *Mck*, cartilage de Meckel. — *B.Hy*, plaque basihyobranchiale. — *St.Hy*, stylohyal ou [illegible]. — *Br.I*, premier arc branchial.

Qu.J, [illegible]. — *Pr.O*, prootique. — *Pa*, pariétal. — *Fr*, frontal. — *Na*, nasal. — *Pmx*, prémaxillaire. — *Mx*, maxillaire. — *Pt*, pterygoïdien. — *Sq*, squamosal. — *Qu.Ju*, quadrato-jugal. — *Art*, articulaire. — *D*, dentaire.

Leurs portions basilaires sont le mieux conservées et contribuent à la formation du corps de l'hyoïde. Les cornes postérieures (thyroïdiennes) de cet os sont des restes des arcs proprement dits. Il y a deux de ces arcs chez les Chéloniens et Lacertiens, et un seul chez les Oiseaux et les Mammifères. Chez les Oiseaux, la corne formée par le premier arc branchial (fig. 347 *cbr*) est toujours plus grande que celle de l'arc hyoïdien proprement dit (*ch*).

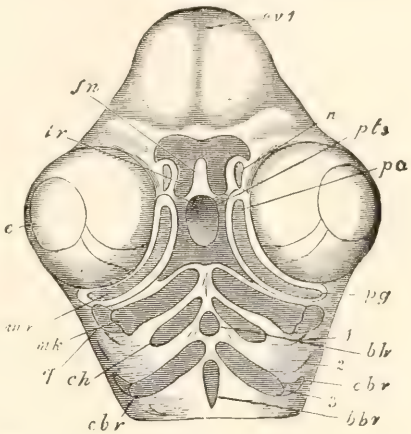


Fig. 347. — Squelette branchial crânien d'un embryon de Poulet au quatrième jour de l'incubation, vu par sa face inférieure (*).

Arcs mandibulaire et hyoïdien. — L'adaptation des deux arcs mandibulaire et hyoïdien à des fonctions toutes différentes de celles qu'ils remplissaient primitivement est un phénomène des plus remarquables, et dans beaucoup de cas, ces adaptations sont si étroitement liées ensemble qu'il n'est pas posssible d'en parler séparément.

Le changement de fonction le plus important est sans aucun doute celui qu'éprouve l'arc mandibulaire, qui se transforme complètement en un squelette pour les mâchoires. On peut remarquer, comme une particularité de cet arc, le fait qu'il est toujours dépourvu d'un élément basilaire impair.

Le type le plus simple de métamorphose se rencontre chez les Elasmobranches, et a été observé (Parker, n° 456) chez la Roussette (*Scyllium*) et la Raie (*Raja*). Dans quelques-unes de ces formes, par exemple chez la Raie, une partie de l'arc mandibulaire conserve toujours des connexions avec la fente hyomandibulaire (l'évent ou spiracule).

Elasmobranches. — Chez le *Scyllium*, les arcs hyoïdien et mandibulaire sont tout d'abord très semblables aux suivants; mais bientôt ils émettent l'un et l'autre un prolongement dorsal dirigé en avant (fig. 345). Les régions que l'on peut y distinguer à la suite du développement de ces prolongements ont tiré leurs noms des ossifications que l'on rencontre dans ces derniers chez d'autres formes. Le prolongement antérieur de l'arc mandibulaire est désigné sous le nom de *ptérygo-carré* (*Pl. Pt*); l'extrémité dorsale de l'arc primitif dont il

(*) *cvt*, vésicules cérébrales. — *e*, œil. — *fn*, bourgeon fronto-nasal. — *n*, fosse nasale. — *tr*, trabécules. — *pts*. espace pituitaire. — *mr*, bourgeon maxillaire supérieur. — *pg*, ptérygoïde. — *pa*, palatin. — *q*, os carré. — *mk*, cartilage de Meckel. — *ch*, cératohyal. — *bh*, basihyal. — *cbr*, cératobranchial. — *ebr*, portion proximale du cartilage du troisième arc viscéral (le premier arc branchial). — *bbr*, basibranchial. — 1, 2, première et deuxième fentes viscérales. — 3, troisième arc viscéral.

provient (*M. Pt*) est appelée *apophyse métaptérygoïde*, tandis que l'extrémité ventrale de l'arc forme le *cartilage de Meckel*. La partie supérieure de l'arc hyoïdien constitue l'*hyomandibulaire*.

A un stade un peu plus avancé, il survient des modifications telles que ces parties prennent sensiblement la forme adulte (fig. 343). Au point où il fait un coude, l'arc mandibulaire se divise : 1° en une tige ptérygo-carrée (*Pt. Pt*), qui s'étend en avant au-devant de la bouche et forme la mâchoire supérieure; 2° en un cartilage de Meckel (*Mck*) situé en arrière de la bouche, et qui forme la mâchoire inférieure. Les deux mâchoires s'articulent ensemble, et les cartilages des deux côtés s'unissent à leur extrémité distale.

Au point où le cartilage de Meckel s'articule avec la partie carrée du ptérygo-carré, se trouve un ligament (*M. Pt*) qui remplace l'apophyse métaptérygoïde du stade précédent et se dirige en haut sur le côté antérieur de l'évent, pour se fixer sur la partie antérieure de la région auditive du crâne. Ce ligament, qui est complété par un second, le *ligament ethmo-palatin*, étendu de la tige ptérygo-carrée à la région antorbitaire du crâne, ne constitue cependant pas le soutien le plus important de la mâchoire. Au contraire, celle-ci est principalement supportée par l'arc hyoïdien, dont le segment hyomandibulaire (*H. M*) aussi bien que le segment adjacent (le cératohyal *C. Hy*) sont solidement fixés à l'arc mandibulaire par des ligaments. L'hyomandibulaire s'articule avec le crâne au-dessous du bourrelet ptérotique (*Pt. O*).

Dans le type qui vient d'être décrit, les arcs hyoïdien et mandibulaire subissent moins de changements que dans presque tous les autres cas. Le premier de ces arcs est modifié dans sa forme, mais il conserve ses fonctions respiratoires. Une fonction secondaire, celle de supporter l'arc mandibulaire, lui est cependant dévolue. Ce dernier se divise en deux éléments qui forment respectivement la mâchoire supérieure et la mâchoire inférieure. Il ne s'articule pas directement avec le crâne, et son mode de soutien par l'arc hyoïdien a été nommé par Huxley (n° 445) *hyostylique*.

Le développement des arcs hyoïdien et mandibulaire est caractérisé, chez la Raie, par quelques particularités importantes (fig. 348). L'élément antérieur de l'arc hyoïdien, qui constitue l'hyomandibulaire (*H. M*), se sépare complètement de la partie postérieure de l'arc et ne sert qu'à supporter les mâchoires. La partie postérieure de l'arc (*Hy*) conserve la fonction respiratoire de l'arc hyoïdien et entre en connexion intime avec le premier arc branchial. L'élément supérieur ou métaptérygoïde de l'arc mandibulaire (*M. Pt*) offre un développement considérable et forme, après s'être séparé du reste de l'arc, une masse cartilagineuse pourvue d'un ou de deux rayons branchiaux dans la paroi antérieure de l'évent; il constitue ainsi une portion

de l'arc mandibulaire qui conserve encore des traces de ses fonctions primitives, en servant de soutien à la paroi d'une poche branchiale.

Bien que le développement des autres types d'Élasmobranches ne soit pas connu, il est cependant nécessaire d'appeler l'attention sur le mode de soutien de l'arc mandibulaire chez certaines formes, particulièrement dans les genres *Notidanus*, *Hexanchus* et *Cestracion*, où la portion ptérygo-carrée de l'arc mandibulaire s'articule directement avec le crâne, entre les orifices de sortie des nerfs optique et trijumeau. Dans les deux premiers genres, le segment métaptérygoïde de l'arc est de plus en continuité avec le ptérygo-carré et s'articule avec l'apophyse postorbitaire de la région auditive du crâne. Malgré ces liaisons, l'arc mandibulaire continue à être soutenu en partie par l'hyomandibulaire. Les crânes dans lesquels l'arc mandibulaire offre ce double mode de soutien ont été appelés par Huxley *amphistyliques*.

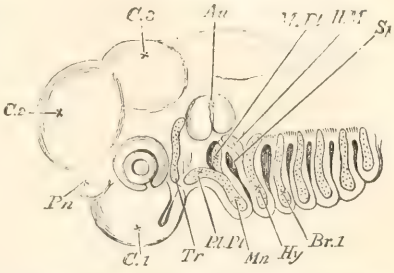


Fig. 348. — Tête d'un embryon de Raie de 1 pouce 1/3 de longueur (empruntée à Parker) (*).

Si l'on prend en considération les caractères primitifs sous beaucoup de rapports des formes à crâne amphistylique, il ne semble pas invraisemblable qu'elles aient conservé le mode originel de soutien de l'arc mandibulaire, qui aurait éprouvé ensuite des différenciations dans deux directions différentes : 1° des différenciations conduisant au soutien exclusif de l'arc mandibulaire par l'arc hyoïdien, disposition qui est caractéristique de la plupart des Élasmobranches et, comme on le verra ci-dessous, des Ganoïdes et des Téléostéens ; 2° des différenciations vers l'articulation directe ou attache de l'arc mandibulaire au crâne, sans l'intervention de l'arc hyoïdien. Le dernier mode de suspension a reçu d'Huxley le nom d'*autostylique*. On le rencontre chez les Holocéphales, les Dipnoïques, les Amphibiens et les Amniotes.

Téléostéens. — Outre le crâne des Élasmobranches, celui du Saumon est le seul crâne hyostylique chez lequel, par les admirables recherches de Parker (n° 451), l'ontogénie des arcs hyoïdien et mandibulaire ait été établie d'une manière satisfaisante. A part la présence d'un système d'os d'origine membraneuse, le développement de ces arcs coïncide dans son ensemble avec les types déjà décrits.

Bien que l'arc hyoïdien soit ossifié dans des proportions importantes,

(*) *Tr*, trabécule. — *Pl.Pt*, pièce ptérygo-carrée. — *Mn*, pièce mandibulaire. — *M.Pt*, cartilage métaptérygoïde. — *H.M*, hyomandibulaire. — *Hy*, portion restante de l'arc hyoïdien. — *Br.1*, premier arc branchial. — *Sp*, fente mandibulo-hyoïdienne ou évent. — *Pn*, glande pinéale. — *Au*, vésicule auditive. — *C.1*, *C.2* et *C.3*, vésicules encéphaliques.

le processus de son développement est très semblable à celui que l'on observe chez la Raie. Il se forme à l'état d'arc cartilagineux simple, qui se divise bientôt suivant sa longueur en deux parties, l'une antérieure, l'autre postérieure (fig. 349). La première constitue l'hyomandibulaire (*H. M.*), tandis que la seconde se sépare de plus en plus de ce dernier et devient l'arc hyoïdien proprement dit. Par suite de la disparition de la fente hyobranchiale, cet arc perd ses fonctions primitives et sert de soutien, d'une part à l'opercule qui recouvre les branchies, de l'autre, à la langue. Il se divise en une série de parties qui, en s'ossifiant (fig. 350), donnent naissance à l'épicératohyal (*ep. h*) en haut, ensuite à un grand cératohyal (*ch*) suivi d'un hypohyal (*hh*), tandis que le segment ventral médian forme le basihyal ou glossohyal (*g.h*).

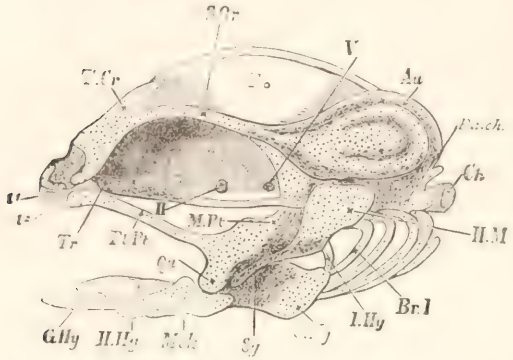


Fig. 349. — Squelette crânien d'un jeune Saumon, dans la seconde semaine après l'éclosion. Les os d'origine membraneuse, les globes oculaires et les sacs nasaux ont été enlevés (empruntée à Parker) (*).

L'hyomandibulaire lui-même s'articule avec le crâne au-dessous de l'apophyse ptérotique (fig. 349, *H. M.*). Son segment supérieur ossifié devient l'hyomandibulaire (fig. 350, *h. m.*), tandis que sa portion inférieure (fig. 349, *Sy*), qui est solidement unie à l'arc mandibulaire, forme, en s'ossifiant également, le symplectique (fig. 350, *sy*). Un élément d'union entre les deux parties de l'arc hyoïdien constitue l'interhyal (*ih*).

Le développement de l'arc mandibulaire offre, chez les Élasmobranches et le Saumon, des différences plus importantes que celui de l'arc hyoïdien. Chez le Saumon, en effet, la mâchoire supérieure n'est pas formée tout entière par l'arc mandibulaire, et son arcade supérieure est complétée en avant par un nouvel élément en forme de bande cartilagineuse, qui se développe d'une manière indépendante. Mais même avec cette bande, les deux moitiés de la branche supérieure de l'arc ne se rencontrent pas en avant et restent séparées par les extrémités des trabécules.

La pièce antérieure de l'arcade supérieure reçoit le nom de pièce

(*) *T.Cr, tegmen cranii.* — *S.Or*, bande sus-orbitaire. — *Fo*, fontanelle supérieure. — *Au*, capsule auditive. — *Pa.ch*, cartilage parachordal. — *Ch*, notochorde. — *Tr*, trabécule ; au-dessus de la trabécule, on voit la cloison interorbitaire qui, en haut, gagne la paroi crânienne et atteint la bande sus-orbitaire. — *II*, trou optique. — *V*, trou du trijumeau. — *B*, *B*², cartilages labiaux. — *Pl.Pt*, pièce palato ptérygoïde. — *M.Pt*, métaptérygoïde. — *Qu*, pièce carrée. — *Mek*, cartilage de Meckel. — *H.M*, cartilage hyomandibulaire. — *Sy*, symplectique. — *I.Hy*, interhyal. — *C.Hy*, cératohyal. — *H.Hy*, hypohyal. — *G.Hy*, glossohyal. — *Br.1*, premier arc branchial.

palatine; mais il me semble qu'on n'a pas encore établi jusqu'à quel point on doit la regarder comme un élément appartenant primitivement à l'arcade supérieure de l'arc mandibulaire et dont le développement serait devenu secondairement indépendant, ou comme une formation toute spéciale qui n'a pas sa contre-partie dans la mâchoire supérieure des Élasmobranches. Parker et Bridge ont adopté la dernière manière de voir, et ils ont identifié avec la bande palatine des Téléostéens un cartilage fixé à la paroi postérieure de la capsule nasale de beaucoup d'Élasmobranches.

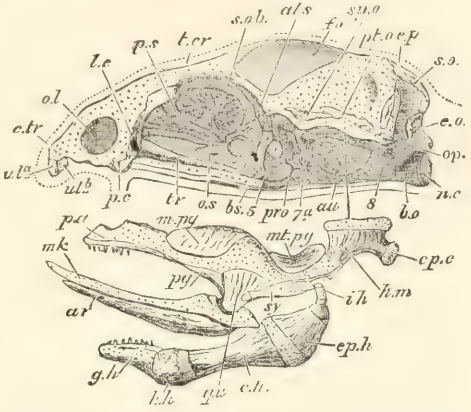


Fig. 350. — Jeune Saumon du premier été, d'environ deux pouces de long. Vue latérale du crâne, les arcs branchiaux ayant été supprimés (empruntée à Parker) (*).

Tout d'abord l'arc lui-même est très semblable à ceux qui suivent; bientôt cependant, son extrémité dorsale s'élargit et présente une apophyse dirigée en avant. Cette partie (fig. 349, *M. Pt* et *Qu*) se sépare ensuite du segment inférieur et forme une pièce que l'on peut appeler cartilage ptérygo-carré, bien qu'il ne soit pas complètement homologue avec le cartilage de même nom chez les Élasmobranches; tandis que la partie inférieure forme le cartilage de Meckel (*Mck*), qui s'est déjà accru en dedans, de manière à rencontrer, du côté ventral, son congénère au-dessous de la bouche. En même temps, l'arc tout entier se sépare largement des parties axiales du crâne.

Presque simultanément avec la première différenciation de l'arc mandibulaire, une bande cartilagineuse, la bande palatine, dont nous avons déjà parlé, se forme de chaque côté au-dessous de l'œil, au-devant de la bouche. L'extrémité antérieure élargie de cette bande arrive bientôt en contact avec une apophyse antérieure des trabécules, l'apophyse ethmopalatine.

(*) Les arcs palato-mandibulaire et hyoïdien sont éloignés de leur situation normale; une ligne indique le point où l'hyomandibulaire s'articule au-dessous du bourrelet ptérotique.

ol, fosse olfactive. — *c.tr*, cornes des trabecules. — *ul*[a], *ul*[b], cartilages labiaux supérieurs. — *p.s*, présphénoïde. — *t.cr*, *tegmen cranii*. — *s.o.b*, bande sus-orbitaire. — *fo*, fontanelle supérieure. — *n.c*, notochorde. — *b.o*, cartilage basilaire. — *tr*, trabécule. — *p.c*, condyle pour le cartilage palatin. — 5, trou de sortie du trijumeau. — 7*a*, celui du facial. — 8, celui des nerfs glosso-pharyngien et vague. — *mk*, cartilage de Meckel. — *op.c*, condyle pour l'opercule.

Os : e.o, exoccipital. — *s.o*, susoccipital. — *e.p*, épiotique. — *p.to*, ptérotique. — *sp.o*, sphénotique. — *op*, épisthotique. — *pro*, prootique. — *b.s*, basisphénoïde. — *al.s*, alisphénoïde. — *o.s*, orbitosphénoïde. — *l.e*, ectethmoïde ou ethmoïde latéral. — *pa*, palatin. — *pg*, ptérygoïde. — *m.pg*, mésoptérygoïde. — *mt.pg*, métaptérygoïde. — *qu*, os carré. — *ar*, articulaire. — *h.m*, hyomandibulaire. — *sy*, symplectique. — *i.h*, interhyal. — *ep.h*, épicératohyal. — *c.h*, cératohyal. — *h.h*, hypohyal. — *g.h*, glosso- ou basihyal.

A un stade ultérieur, l'extrémité ptérygoïdienne du cartilage ptérygo-carré s'unit avec l'extrémité distale de la bande palatine (fig. 349, *Pl. Pt*), et il en résulte une arcade cartilagineuse continue qui formera la mâchoire supérieure, et qui ressemble d'une manière frappante à la mâchoire supérieure cartilagineuse des Élasmobranches.

Une forte apophyse dorsale du ptérygo-carré primitif forme maintenant un grand segment métaptérygoïde (*M. Pt*), tandis que l'arc tout entier s'unit solidement à l'hyomandibulaire (*H. M*).

Dans les stades subséquents, les parties constituées à l'état de cartilage s'ossifient. Le palatin s'ossifie d'abord ; la région ptérygoïdienne du ptérygo-carré s'ossifie ensuite pour former un *mésoptérygoïde* dorsal (*m. pg*) et un *ptérygoïde* ventral proprement dit (*pg*). La région carrée, qui s'articule avec le cartilage de Meckel, s'ossifie en un *os carré* particulier (*qu*), tandis que la région dorsale s'ossifie également et devient le *métaptérygoïde* (*mt. pg*).

Dans le cartilage de Meckel, une ossification superficielle du bord ventral et de la face interne constitue un articulaire (*ar*) ; mais la plus grande partie du cartilage persiste pendant toute la vie.

Quelques-unes des ossifications précédentes, au moins celles du palatin et du ptérygoïde, semblent provenir de plaques osseuses dentaires adjacentes au cartilage. Nous y reviendrons plus loin dans le paragraphe relatif aux os d'origine membraneuse.

Amphibiens. — Le développement des crânes autostyliques de poisson n'a malheureusement pas encore été observé, et les types autostyliques les plus primitifs dont nous connaissions le développement sont ceux des Amphibiens, que les recherches d'Huxley et de Parker ont éclairés d'une vive lumière.

Les transformations de l'arc hyoïdien sont relativement simples et uniformes. Il constitue une baguette cartilagineuse, qui bientôt s'articule en avant avec la portion carrée de l'arc mandibulaire, et plus tard se fixe par des ligaments à l'os carré ainsi qu'au crâne. Chez ces Amphibiens chez lesquels les branchies externes et les fentes branchiales disparaissent, il se fusionne avec la partie basilaire de l'hyoïde (fig. 346), qui forme avec les parties semblables des arcs suivants une plaque cartilagineuse continue. Lorsque ces modifications sont accomplies, les portions paires de l'arc hyoïdien ont la forme de deux baguettes allongées, appelées cornes antérieures de l'hyoïde, qui unissent la plaque basihyale au crâne, en arrière de la capsule auditive.

On ne sait pas encore s'il existe chez les Amphibiens quelque élément particulier correspondant à l'hyomandibulaire des Poissons.

Parker regarde la columelle de l'oreille des Anoures comme l'homologue

de l'hyomandibulaire. La columelle se développe relativement tard et indépendamment du reste de l'arc hyoïdien ; mais l'analogie entre ses rapports et ceux de l'hyomandibulaire avec les nerfs est présentée par Parker comme un argument en faveur de sa manière de voir. Les connexions précoces au moyen de ligaments, entre l'os carré et l'extrémité supérieure de l'hyoïde primitif, tendent cependant à faire considérer l'extrémité supérieure de ce dernier comme l'élément hyomandibulaire, qui ne s'est pas séparé du reste de l'arc.

L'histoire de l'arc mandibulaire est plus compliquée que celle de l'arc hyoïdien. Le développement de la partie de cet arc qui correspond à la mâchoire supérieure des Élasmobranches offre des variations très singulières, à tel point qu'on doit admettre que les modifications secondaires qu'il a éprouvées sont assez importantes pour rendre très circonspect à l'égard des conclusions morphologiques à tirer des processus qui, dans quelques cas, sont observables. On pourra se prononcer sur ce point d'une manière plus catégorique après la publication d'un mémoire sur les crânes des divers Anoures, dont Parker s'occupe actuellement.

Les os d'origine membraneuse qui se fixent sur les côtés de l'arc mandibulaire ont une importance relative beaucoup plus grande que dans les types inférieurs. Ceci s'applique particulièrement à la mâchoire supérieure, où les os maxillaire et prémaxillaire remplacent, au point de vue fonctionnel, la mâchoire cartilagineuse primitive, tandis que des ptérygoïdes et des palatins d'origine membraneuse s'appliquent sur les bandes cartilagineuses de même nom et s'y substituent en grande partie.

Pour l'exposition du développement de l'arc mandibulaire, on peut choisir deux types observés par Parker, l'Axolotl et la Grenouille commune.

Chez l'Axolotl, qu'on peut prendre pour type des Urodèles, l'arc mandibulaire se compose, à l'un des premiers stades : 1° d'un élément dorsal élargi, qui correspond au ptérygo-carré des types plus inférieurs, mais qu'on désigne ordinairement sous le nom de pièce carrée; 2° d'un élément ventral ou de Meckel. Le cartilage de Meckel acquiert de très bonne heure son revêtement osseux, tandis que la partie dorsale de l'os carré se divise en deux apophyses caractéristiques, une antérieure dorsale qui s'étend vers la crête trabéculaire, *avec laquelle elle se fusionne bientôt définitivement*, et une postérieure appelée apophyse otique, qui s'applique sur la face externe de la région auditive. Comme l'a montré Huxley, la première de ces apophyses est probablement l'homologue de l'apophyse antérieure de la pièce ptérygo-carrée du *Notidanus*, qui s'articule avec la région trabéculaire du crâne, tandis que l'apophyse otique est l'homologue de l'apophyse métaptérygoïde. C'est à peine si l'on distingue quelque vestige d'une apophyse anté-

rieure représentant une bande ptérygoïdienne ; mais des plaques garnies de dents, et qui constituent une pièce palato-ptérygoïde dermique, ont déjà fait leur apparition.

A un stade un peu plus avancé, une nouvelle apophyse, qu'Huxley appelle le pédicule, naît de l'os carré et s'articule sur le côté ventral de la région auditive (fig. 351, *pd*). Bientôt après, l'os carré envoie en avant, au-dessous du ptérygoïde dermique (*pg*), une baguette cartilagineuse qui correspond à la pièce ptérygoïde cartilagineuse des autres types (fig. 351), et immédiatement au-dessus de la plaque palatine garnie de dents (*pa*), se développe une pièce palatine indépendante, qui naît même avant l'apophyse ptérygoïde et se fixe à la trabécule correspondante. Ces deux pièces finissent par se rencontrer, mais elles ne s'unissent jamais intimement à des os d'origine membraneuse plus importants situés plus superficiellement.

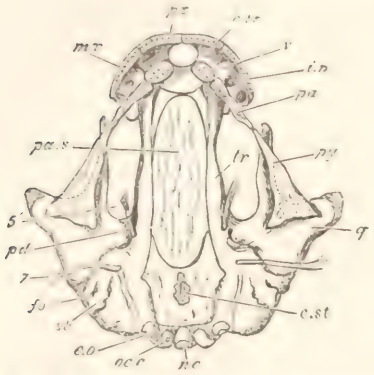


Fig. 351. — Jeune Axolotl, d'une longueur de 2 pouces un quart, crâne dessiné vu par sa face inférieure, après l'enlèvement de la mâchoire inférieure et des arcs branchiaux (empruntée à Parker) (*).

En ce qui concerne son développement, l'arc mandibulaire de la Grenouille présente un contraste frappant avec celui de l'Axolotl, bien que la disposition des parties adultes soit évidemment semblable dans les deux types.

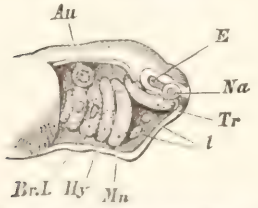


Fig. 352. — Embryon de Grenouille, immédiatement avant l'éclosion. Tête vue de profil, après l'ablation de la peau (empruntée à Parker) (**).

Au stade le plus précoce, il constitue, dans l'arc mandibulaire d'origine membraneuse, une bande cartilagineuse simple, parallèle et tout à fait semblable à l'arc hyoïdien situé en arrière (fig. 352, *Mn*). Au stade observé ensuite, c'est-à-dire sur des Têtards de 4 à 6 lignes de long, une transformation surprenante s'est accomplie. L'arc mandibulaire (fig. 353) se dirige directement en avant parallèlement aux

(*) *nc*, notochorde. — *oc.c*, condyle occipital. — *f.o*, fenêtre ovale. — *st*, étrier. — *tr*, cartilage trabéculaire. — *i.n*, narines internes. — *c.tr*, cornes des trabécules. — *pd*, pédicule de l'os carré. — *q*, os carré. — *pg*, contours du cartilage ptérygoïde. — *5'*, nerf orbito-nasal. — *7*, nerf facial.

c.o : *p.s.s*, parasphénoïde. — *c.o*, exoccipital. — *v*, vomer. — *pr*, prémaxillaire. — *mx*, maxillaire — *pa*, palatin. — *pg*, ptérygoïde.

(**) *Na*, sac olfactif. — *E*, involution pour la formation du globe de l'œil. — *Au*, sac auditif. — *Tr*, trabécule. — *Mn*, arc mandibulaire. — *Hy*, arc hyoïdien. — *Br.I*, premier arc branchial ; on voit les bourgeons branchiaux sur les deux premiers arcs branchiaux. — *l*, cartilages labiaux.

trabécules, auxquelles il se fixe en avant (*p. pg*) et en arrière (*pd*). La partie proximale de l'arc forme ainsi une bande sous-oculaire, et l'espace compris entre cette bande et la trabécule du même côté, une fenêtre sous-oculaire. De son point antérieur d'union, il se continue en avant sur une faible étendue, et sur l'extrémité libre de cette partie saillante s'articule un petit cartilage de Meckel dirigé en haut (*mk*). A ce stade, le cartilage de Meckel est situé en avant du sac nasal, dans la lèvre inférieure de la bouche disposée pour la succion. La partie la plus considérable de l'arc, qui est parallèle aux trabécules, est équivalente à ce que nous avons appelé os carré chez l'Axolotl, tandis que celle par laquelle il s'unit en avant aux trabécules est le rudiment du cartilage palato-ptérygoïde. Celle qui s'y fixe en arrière est le pédicule.

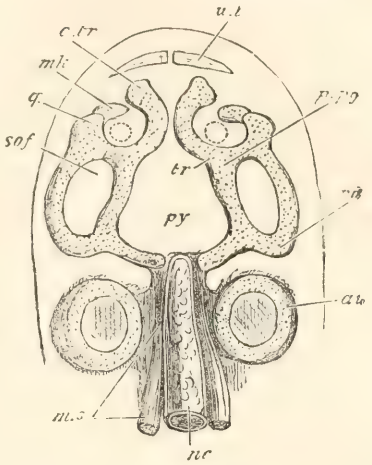


Fig. 353. — Têtard du Crapaud commun, d'un tiers de pouce de longueur. Le cartilage crânien et l'arc mandibulaire sont vus d'en haut ; on ne distingue pas encore nettement les cartilages parachordaux (empruntée à Parker) (*).

Pendant ce stade et le suivant (fig. 354), la manière d'être de l'arc mandibulaire est très embarassante. Sa conformation semble en quelque sorte adaptée à ce but, qu'il serve de soutien à la bouche en suçoir du Têtard.

Dans une précédente partie de ce volume, nous avons présenté les raisons qui font supposer que la bouche en suçoir du Têtard n'est probablement pas simplement une formation acquise secondairemeni par cette larve, mais un organe hérité d'un ancêtre pourvu pendant toute la vie d'une bouche organisée pour la succion.

La question se pose ainsi : la transformation particulière de l'arc mandibulaire du Têtard constitue-t-elle un caractère *hérité* ou *acquis?*

Si nous acceptons la première alternative, nous devrons admettre que l'arc mandibulaire éprouva tout d'abord des modifications en rapport avec la forme en suçoir de la bouche avant de se transformer en les mâchoires des Gnathostomes, et que l'histoire particulière de cet arc chez le Têtard est une récapitulation plus ou moins fidèle de son développement phylogénétique. A l'appui de cette manière de voir, on peut mentionner la ressemblance frappante signalée par Huxley entre le squelette oral de la Lamproie et celui du Têtard ; et certaines particularités de l'arc mandibulaire des Chimères et des Dipnoïques s'expliqueraient peut-être le mieux, en supposant que dans ces

(*) *nc*, notochorde. — *ms*, segments musculaires. — *au*, capsule auditive. — *py*, région correspondant au corps pituitaire. — *tr*, trabécules. — *c.tr*, cornes des trabécules. — *p.pg*, pièce palato-ptérygoïde. — *pd*, pédicule. — *q*, condyle carré. — *mk*, portion meckélienne de l'arc mandibulaire. — *s.o.f*, fenêtre sous-oculaire. — *u.l*, cartilage labial supérieur. Le cercle ponctué dans la région carrée indique la situation des narines internes.

formes, le squelette oral a pris naissance à peu près de le même manière que chez la Grenouille ; sur ce point, toutefois, de nouvelles données embryologiques sont indispensables.

D'un autre côté, les hypothèses émises ci-dessus nous conduiraient à admettre que chez les Urodèles, qui sous les autres rapports sont plus primitifs, le développement de l'arc mandibulaire a éprouvé une abréviation importante, et que la manière simple dont les mâchoires se développent aux depens de l'arc mandibulaire primitif chez les Élasmobranches est phylogénétiquement un processus très abrégé et modifié, et non, comme on l'admet ordinairement, un résumé fidèle de l'histoire ancestrale.

Si l'on regarde les caractères de l'arc mandibulaire du Têtard comme secondaires, on doit nécessairement admettre que l'adaptation de l'arc mandibulaire à une bouche en suçoir n'a eu lieu qu'après que celle-ci est devenue un simple organe larvaire.

Eu égard à l'imperfection de notre connaissance du développement de la plupart des crânes de Poissons, je m'abstiendrai d'exprimer une opinion catégorique en faveur de l'une ou de l'autre de ces alternatives.

A mesure que la queue du Têtard disparaît peu à peu et que la transformation en Grenouille s'effectue, l'arc mandibulaire éprouve d'importantes modifications (fig. 354) : l'attache palato-ptérygoïdienne (*pa. pg*) de la bande carrée sous-oculaire s'allonge graduellement, et lorsque ce changement a eu lieu, l'extrémité antérieure de cette bande (*su*) se tourne en dehors et en arrière et fait bientôt avec les trabécules un angle élevé. En même temps, le cartilage de Meckel (*mk*) s'allonge considérablement à son extrémité libre. Ces processus de développement se continuent jusqu'à ce que (fig. 346) la bande palato-ptérygoïde (*Pt*) forme un arc sous-oculaire, et qu'elle soit devenue beaucoup plus longue que la région sous-oculaire primitive de l'os carré ; de son côté le cartilage de Meckel a atteint sa situation défini-

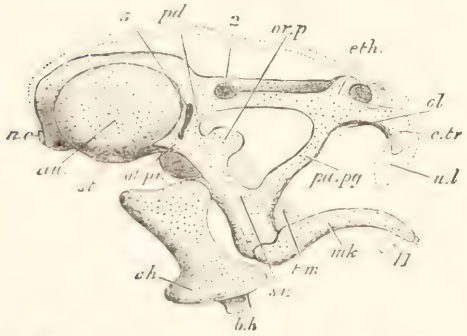


Fig. 354. — Têtard dont la queue commence à s'atrophier. Crâne vu de profil, sans les arcs branchiaux (empruntée à Parker) (*).

(*) *n.c*, notochorde. — *au*, capsule auditive ; entre elle et *eth*, on voit la paroi latérale inférieure du crâne. — *eth*, région ethmoïdale. — *st*, étrier. — 3, trou de sortie du trijumeau. — 2, trou optique. — *l*, capsules olfactives ; on les voit toutes deux par suite d'une légère inclinaison du crâne. — *c.tr*, cornes des trabécules. — *u.l*, cartilage labial supérieur, dont le contour seul est tracé. — *ll*, le processus ascendant du carré. — *pd*, son pédicule. — *at.pr*, son apophyse otique. — *or.p*, son apophyse orbitaire. — *t.m*, muscle temporal, indiqué par des lignes ponctuées qui passent sous l'apophyse orbitaire. — *pa.pg*, pièce palato-ptérygoïde. — *mk*, cartilage de Meckel. — *l.l*, cartilage labial inférieur, représenté par son contour seulement. — *c.h*, cératohyal. — *b.h*, basihyal. Le contour supérieur de la tête est figuré par des lignes ponctuées.

tive sur le bord postérieur de la bouche qui n'est plus en suçoir, et s'est développé en avant de manière à presque rencontrer son congénère sur la ligne médiane.

De la région métaptérygoïdienne de l'os carré naît une apophyse postérieure et dorsale (fig. 354, *ot. pr*), dont l'extrémité se sépare pour former l'*anneau tympanique* (fig. 355, *a. t*), tandis qne sa partie proximale constitue l'apophyse otique (métaptérygoïde), qui s'articule avec le cartilage auditif.

Le pédicule (*pd*) conserve sa liaison originelle avec le crâne.

La pièce palato-ptérygoïde se divise bientôt en un palatin disposé transversalement et un ptérygoïde dirigé dans le sens longitudinal (fig. 355). A l'exception de quelques ossifications, dépourvues d'ailleurs de tout intérêt spécial, les diverses parties de l'arc mandibulaire sont maintenant arrivées à leur état définitif, qui n'est pas très différent de celui qu'on observe chez l'Axolotl.

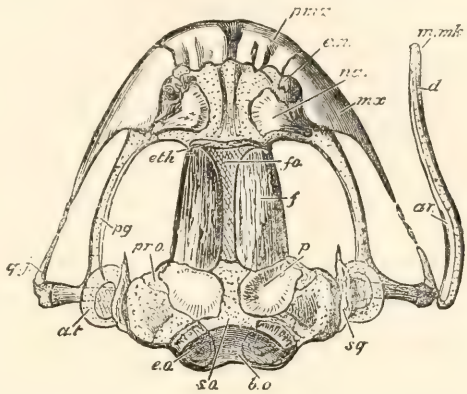


Fig. 355. — Jeune Grenouille, presque à la fin du premier été. Crâne vu d'en haut ; la mâchoire inférieure gauche a été enlevée et la droite écartée en dehors (empruntée à Parker) (*).

Sauropsidiens. — Les transformations qu'éprouvent les arc hyoïdien et mandibulaire sont assez uniformes chez les Sauropsidiens.

La partie inférieure de l'arc hyoïdien, y compris le basihyal, s'unit avec les restes des arcs situés en arrière pour former l'os hyoïde, dont elle constitue la corne antérieure et la partie antérieure du corps.

D'après Huxley et Parker, la columelle représente, comme chez les Anoures, avec l'étrier auquel elle est unie, l'élément dorsal (hyomandibulaire) de l'arc hyoïdien, dont le développement est indépendant (1).

(1) Le témoignage le plus puissant en faveur de la manière de voir d'Huxley et de Parker sur la nature de la columelle résulte de la fusion, chez le *Sphenodon* adulte, de l'extrémité supérieure de l'arc hyoïdien avec cette pièce (Voy. Huxley, n° 445). L'examen d'un spécimen du musée de Cambridge ne m'a pas convaincu que la fusion n'est pas secondaire ; mais je n'ai pu observer en coupe l'union de l'arc hyoïdien et de la columelle. Pour une manière de voir sur ce point différente de celle d'Huxley, voyez Peters, *Ueber die Gehörknochelchen und ihr Verhältniss zum Zungenbeinbogen bei Sphenodon* (*Berliner Monatsberichte*, 1874).

(*) *b.o*, région basioccipitale. — *s.o*, région sus-occipitale. — *fo*, fontanelle frontale. — *e.n*, narine externe ; en dedans est la plaque internasale. — *a.t*, anneau tympanique.

Os : e.o, exoccipital. — *pr.o*, prootique, recouvert en partie par le pariétal *p*. — *f*, frontal. — *eth*, rudiment du sphénethmoïde. — *na*, nasal. — *pmx*, prémaxillaire. — *mx*, maxillaire. — *pg*, ptérygoïde, engainant en partie le cartilage réduit. — *q.j*, quadrato-jugal. — *sq*, squamosal. — *ar*, articulaire. — *d*, dentaire. — *m.mk*, mento-meckélien.

Chez l'embryon de tous les Sauropsidiens, l'arc mandibulaire membraneux émet, pour former la mâchoire supérieure, un bourgeon assez prononcé dont la formation semble représenter l'extension en avant de l'apophyse ptérygoïde des Élasmobranches, extension qui coïncide, il est vrai, avec la formation d'un bourgeon semblable. Mais la baguette squelettique qui apparaît dans l'axe de ce bourgeon, est en général indépendante de celle de l'arc proprement dit (fig. 347, *pa*. *pg*). La première est la pièce ptérygo-palatine; la seconde formera le cartilage de Meckel et le cartilage carré.

Ordinairement, sinon toujours, la bande ptérygo-palatine s'ossifie directement, sans intervention de cartilage.

Born a montré récemment que Parker s'était mépris en supposant que l'os palato-ptérygoïde est d'origine cartilagineuse chez les Oiseaux. Il semble exister, chez la Tortue, une courte apophyse ptérygoïde cartilagineuse de l'os carré (Parker, n° 458).

Le cartilage carré et celui de Meckel sont séparés dès le début, ou le deviennent de très bonne heure.

En s'ossifiant, le cartilage carré forme l'os carré et fournit l'articulation définitive pour la mâchoire inférieure. Son extrémité supérieure présente une tendance à se diviser en deux apophyses, qui correspondent au pédicule et à l'apophyse otique des Amphibiens. Bientôt le cartilage de Meckel se recouvre d'os de revêtement, et son extrémité proximale s'ossifie pour former l'articulaire. Le reste du cartilage disparaît ordinairement.

Mammifères. — Les transformations les plus remarquables des arcs hyoïdien et mandibulaire se rencontrent chez les Mammifères et sont en partie connues depuis la publication du mémoire de Reichert (n° 461).

Ces deux arcs se développent au début plus complètement que dans tout autre type supérieur aux Poissons; ils s'articulent en haut l'un avec l'autre, tandis que la pièce ptérygo-palatine est tout à fait distincte. Les particularités principales du développement ultérieur ne sont pas contestées, à l'exception de celles qui concernent l'extrémité supérieure de l'arc hyoïdien, et qui sont encore controversées. La description suivante de Parker (n° 452), chez le Cochon, confirme en général la manière de voir primitivement mise en avant par Huxley (n° 445).

Les arcs mandibulaire et hyoïdien sont tout d'abord très semblables (fig. 356 *mn* et *hy*); leurs extrémités dorsales se recourbent un peu en dedans et s'articulent ensemble.

A un stade un peu plus avancé (fig. 357), l'extrémité supérieure de l'arc mandibulaire (*mb*) se renfle sensiblement, sans se séparer de la partie ventrale de l'arc, et correspond évidemment à la région carrée

des autres types. La portion ventrale de l'arc constitue le cartilage de Meckel (*mk*).

L'arc hyoïdien s'est en même temps divisé en deux parties, une supérieure (*i*), qui devient dans la suite un des osselets de l'ouïe, l'enclume (*incus*), et une inférieure qui persiste comme corne antérieure de l'os hyoïde (*st. h*). Ces deux pièces continuent à être reliées par un ligament.

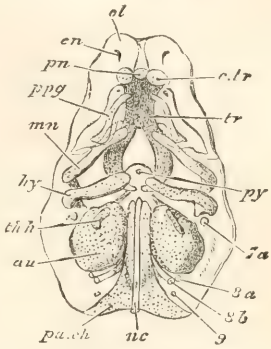


Fig. 356. — Embryon de Cochon de deux tiers de pouce de long. Les éléments du crâne sont vus d'en bas d'une manière un peu schématique (empruntée à Parker) (*).

L'enclume s'articule avec l'extrémité carrée de l'arc mandibulaire, et sa tête arrondie vient en contact avec l'étrier (fig. 355, *st*), qui s'est séparé de la fenêtre ovale.

La partie principale de l'arc hyoïdien se divise en un hypohyal (*h. h*) en bas, un stylohyal (*st. h*) en haut, et s'articule en outre avec l'élément basilaire de l'arc situé en arrière (*bh*).

Dans le cours du développement ultérieur, la portion meckélienne de l'arc mandibulaire s'entoure d'une ossification superficielle qui forme le dentaire. Son extrémité supérieure adjacente à la région carrée se calcifie et se résorbe ensuite, tandis que l'inférieure, à l'exception de sa pointe terminale, s'ossifie et se confond plus tard avec le dentaire.

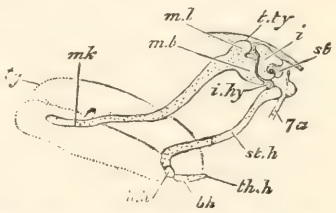


Fig. 357. — Embryon de Cochon, d'un pouce et un tiers de long. Arcs mandibulaire et hyoïdien vus latéralement. On voit la partie principale de l'arc hyoïdien qui s'est comme portée en arrière après la séparation de l'enclume (empruntée à Parker) (**).

Comparée aux parties adjacentes du crâne, la région carrée reste relativement stationnaire dans son développement et, finalement, s'ossifie pour former l'un des osselets de l'ouïe, le marteau (*malleus*). L'apophyse grêle (*processus gracilis*) du marteau se continue à l'origine avec le cartilage de Meckel.

Le marteau et l'enclume sont d'abord plongés dans le tissu conjonctif qui touche à la cavité tympanique (fente hyomandibulaire, Voy. p. 485), et en dehors de ces osselets se développe un os appelé os

(**) *pa.ch*, cartilage parachordal. — *nc*, notochorde. — *au*, capsule auditive. — *py*, corps pituitaire. — *tr*, trabécules. — *c.tr*, cornes des trabécules. — *pn*, cartilage prénasal. — *e.n*, orifice nasal externe. — *ol*, capsule nasale. — *p.pg*, pièce palato-ptérygoïde comprise dans le bourgeon maxillo-palatin. — *mn*, arc mandibulaire. — *hy*, arc hyoïdien. — *th.h*, premier arc branchial. — *7a*, nerf facial. — *8a*, glosso-pharyngien. — *8b*, vague. — 9, hypoglosse.

(*) *tg*, langue. — *mk*, cartilage de Meckel. — *ml*, corps du marteau. — *mb*, manubrium ou manche du marteau. — *t.ty*, *tegmen tympani*. — *i*, enclume. — *st*, étrier. — *i.hy*, ligament interhyal. — *st.h*, cartilage stylohyal. — *h.h*, hypohyal. — *b.h*, basibranchial. — *th.h*, rudiment du premier arc branchial. — *7a*, nerf facial.

tympanique, de sorte qu'ils arrivent à être situés entre ce dernier os et la capsule périotique. Dans la dernière période de la vie fœtale, ils s'engagent complètement dans la cavité tympanique; mais ils sont recouverts par une portion réfléchie de la muqueuse de cette cavité.

L'extrémité dorsale de la portion de l'arc hyoïdien séparée de l'enclume devient, après s'être ossifiée, le tympano-hyal, et se confond ensuite avec les parties adjacentes de la capsule périotique. La partie moyenne de l'arc située immédiatement en dehors du crâne forme le stylo-hyal (apophyse styloïde chez l'Homme), qu'un ligament rattache à la corne antérieure de l'os hyoïde (cérato-hyal).

Tandis que la description précédente du mode de formation du marteau, de l'enclume et de l'étrier est généralement acceptée en Angleterre, une manière de voir un peu différente domine en Allemagne. Reichert (n° 461) croyait que le marteau aussi bien que l'enclume dérivent de l'arc mandibulaire, et cette opinion a été confirmée par Günther, Kölliker et autres observateurs, et adoptée récemment par Salensky (n° 462) après des recherches attentives spécialement dirigées sur ce point. Reichert croyait également que l'étrier dérivait de l'arc hyoïdien; mais bien que ses observations sur ce sujet aient été accueillies avec beaucoup de faveur, elles n'ont pas rencontré la même adhésion universelle que ses vues sur l'origine du marteau et de l'enclume. Salensky est récemment arrivé à une vue qui concorde avec celle de Parker, du moins en ce qui regarde l'indépendance de l'étrier, aussi bien de l'arc hyoïdien que de l'arc mandibulaire. Toutefois, Salensky pense que cet osselet dérive d'une masse mésoblastique qui entoure l'artère de l'arc mandibulaire, et que l'étrier doit sa forme à sa perforation par cette artère mandibulaire. Chez quelques Mammifères, un rameau de cette artère perfore l'étrier à toutes les périodes de la vie; mais il s'atrophie chez le plus grand nombre.

Eu égard aux descriptions différentes qui ont été données de l'origine de l'enclume, la nature exacte de cet os est une question que l'on doit considérer comme encore ouverte; mais, si la manière de voir de Reichert venait à être confirmée, il faudrait renoncer à identifier l'enclume avec la columelle des Amphibiens et des Sauropsidiens.

Os d'origine membraneuse et ossifications crâniennes.

Les os crâniens d'origine membraneuse peuvent se diviser en deux classes : 1° ceux qui dérivent de plaques osseuses dermiques et qui, comme nous l'avons exposé plus haut (p. 499), se forment primitivement par la coalescence de plaques osseuses composées d'écailles; 2° ceux qui résultent de la fusion de plaques osseuses formées de dents garnissant la cavité buccale. Quelques-uns des os qui recouvrent le rebord de la bouche sont dus en partie à l'un et en partie à l'autre de ces processus.

On rencontre, chez les Poissons, tous les degrés de transition entre

de simples scutelles dermiques et les plaques osseuses sous-dermiques proprement dites qui forment une partie intégrante du squelette interne. C'est chez l'Esturgeon et quelques Siluroïdes que les scutelles dermiques se trouvent le mieux représentées.

Là où les os d'origine membraneuse conservent encore les caractères de plaques dermiques, ceux qui sont situés à la surface du crâne sont d'ordinaire disposés en rangées longitudinales qui continuent dans la région céphalique les rangées de scutelles dermiques du tronc, tandis que les autres scutelles crâniennes sont en rapport avec les arcs viscéraux. Le nombre, les dimensions, la disposition des os dermiques à la surface dorsale de la tête sont très différents chez les divers types de Poissons; mais par suite de leur disposition en séries linéaires, on peut le plus souvent trouver un certain nombre d'os, aussi bien pairs que impairs, qui sont semblablement situés chez les diverses formes. Ceux-ci reçoivent ordinairement les mêmes noms; mais d'après des considérations générales relatives à leur origine, comme aussi d'après leur comparaison chez différentes espèces, il me semble probable qu'il n'y a pas une homologie véritable entre ces os dans les diverses formes, mais seulement une sorte de correspondance générale (1).

En fait, ce n'est que chez les types supérieurs aux Poissons que nous pouvons trouver une série d'os dermiques homologues recouvrant la voûte crânienne. Il existe ordinairement dans ces types trois paires de tels os, qui sont, d'arrière en avant : les *pariétaux*, les *frontaux* et les *nasaux*, dont les derniers limitent le bord postérieur de l'orifice nasal externe. Même dans les types supérieurs, ces os peuvent s'écarter considérablement de leur disposition habituelle.

Outre ces os, on trouve d'ordinaire, chez les formes supérieures, un os *lacrymal* situé sur le bord antérieur de l'orbite, et qui dérive de l'un des os périorbitaires d'origine membraneuse que l'on rencontre fréquemment chez les Poissons. On trouve souvent aussi, chez les Lacertiens, etc., divers os supra-orbitaires et postorbitaires, etc., qui n'ont peut-être aucun rapport phylogénétique avec les os d'origine membraneuse hérités des Poissons, et peuvent s'être développés comme scutelles osseuses dans le tissu sous-dermique des papilles des écailles de Sauropsidiens.

Les arcs viscéraux des Poissons, particulièrement des Téléostéens, sont en général garnis d'une série d'os d'origine membraneuse, qui, sur les arcs branchiaux proprement dits, prennent la forme de plaques garnies de dents; mais ces plaques ne se rencontrent ni chez les Amphibiens, ni chez les Amniotes.

Le repli operculaire fixé à l'arc hyoïdien est ordinairement soutenu

(1) Pour quelques remarques intéressantes sur l'arrangement de ces os chez les Poissons, voyez Bridge, *On the Osteology of Polyodon folium* (*Phil. Trans.*, 1878).

par une série d'os d'origine membraneuse, dont le développement atteint le plus haut degré chez les Téléostéens. L'un de ces os, le *préoperculaire*, est très constant et se fixe primitivement le long du bord externe de l'hyomandibulaire. Il semble, chez les Amphibiens, s'être conservé comme un os dermique qui recouvre le point d'attache de l'os carré et que l'on appelle *squamosal;* toutefois, il n'est pas impossible que cet os dérive d'un os dermique superficiel largement répandu chez les Téléostéens et les Ganoïdes, et que l'on désigne sous le nom de *supra-temporal*. Chez les Dipnoïques, l'os qui paraît être évidemment l'homologue du squamosal, semblerait, d'après sa situation, appartenir à la série des plaques dorsales et correspondre par conséquent au supra-temporal; mais Huxley (n° 446) le considère comme le préoperculaire (1).

Chez les Amniotes, le squamosal forme une partie intégrante de la voûte osseuse du crâne; mais chez les Sauropsidiens il continue, comme chez les Amphibiens, à être en rapport intime avec l'os carré.

Un plus grand nombre d'os dermiques persistants sont en conexion avec l'arc mandibulaire et son apophyse palato-carrée.

Deux rangées d'os recouvrent cette apophyse, l'une située au bord de la bouche, sur le côté externe de l'apophyse ptérygo-palatine, l'autre sur la voûte de la cavité buccale, superficiellement par rapport à cette dernière apophyse.

La rangée externe se compose des os *prémaxillaire*, *maxillaire*, *jugal*, et très fréquemment du *quadrato-jugal*. Parmi ces os, le maxillaire et le prémaxillaire dérivent, comme le prouve plus particulièrement leur ontogénie chez les Urodèles, en partie de plaques pourvues de dents, et en partie de plaques dermiques situées en dehors de la cavité buccale; mais le jugal et le quadrato-jugal, lorsqu'ils existent, ont une origine exclusivement extra-orale. Chez les Amphibiens et les Amniotes, les prémaxillaires et les maxillaires sont les os les plus importants de la région faciale et sont absolument indépendants de tout substratum cartilagineux.

La seconde rangée d'os se compose manifestement, chez les Dipnoïques et les Amphibiens, du *vomer* en avant, ensuite du *palatin*, et enfin du *ptérygoïde* en arrière. Le vomer n'est jamais en connexion avec un élément cartilagineux sous-jacent, comme le sont d'ordinaire le palatin et le ptérygoïde. La situation et la formation de ces trois os chez beaucoup d'Urodèles (Axolotl) est particulièrement remarquable (Hertwig, n° 442). Ils forment, chez l'Axolotl, une série continue; le vomer et le palatin sont garnis de dents, mais le ptérygoïde en est

(1) Il n'est pas impossible que la solution de la difficulté concernant le préoperculaire doive se trouver dans la supposition que cet os, tel qu'il se présente chez les Téléostéens, dérive d'une plaque dermique dorsale, et que, chez les Dipnoïques, cette plaque conserve sa situation primitive plus fidèlement que chez les Téléostéens.

dépourvu. Le vomer et le palatin dérivent des plaques osseuses fusionnées constituées par les parties basilaires des dents, tandis qu'au début le ptérygoïde est en continuité avec le palatin.

Chez les Téléostéens, l'*Amia*, etc., il existe des plaques garnies de dents qui forment un palatin et un ptérygoïde, et qui, par leur position au moins, correspondent exactement aux os de même nom chez les Amphibiens. On observe également un vomer pourvu de dents, que l'on peut à juste titre considérer comme l'équivalent de celui des Amphibiens.

Les trois os que l'on rencontre chez les Amphibiens existent constamment chez les Amniotes; mais, excepté chez quelques Lacertiens et quelques Ophidiens, ils ne portent plus de dents. Les bandes cartilagineuses qui, chez les types inférieurs, sont sous-jacentes aux os palatin et ptérygoïde d'origine membraneuse, sont d'ordinaire imparfaitement développées ou même absentes.

Des os dermiques importants se greffent presque toujours sur le cartilage de Meckel. Sur la face externe et la portion distale du cartilage, se développe ordinairement un os dentaire, qui peut l'envelopper et le remplacer dans une mesure plus ou moins étendue. Son bord oral est en général garni de dents. Le plus important des os d'origine membraneuse situés sur le côté interne du cartilage de Meckel est le splénial; mais d'autres éléments, tels que le coronoïde et l'angulaire, peuvent s'y ajouter. Le dentaire seul existe chez les Mammifères (voyez p. 541).

Sur la voûte de la cavité buccale est un os médian, le *parasphénoïde*, que l'on rencontre généralement chez les Amphibiens et les Poissons, à l'exception des Élasmobranches et des Cyclostomes, et qui a sans doute la même origine phylogénétique que le vomer et les os palatins et ptérygoïdes d'origine membraneuse.

Il a moins d'importance chez les Sauropsidiens et se fusionne, de manière à ne pouvoir plus s'en distinguer, avec le sphénoïde chez l'adulte; mais il fait défaut chez les Mammifères.

Ossification du crâne cartilagineux. — Chez certains Poissons, le crâne cartilagineux reste absolument inossifié, tandis que des os dermiques l'enveloppent entièrement. C'est ce que l'on voit, par exemple, chez les Ganoïdes sélachoïdiens. Dans la plupart des cas, cependant, en même temps que le crâne cartilagineux s'entoure d'os dermiques, le cartilage lui-même s'ossifie plus ou moins complètement.

Ceci n'a lieu, chez les Dipnoïques, que dans la plus faible mesure; les seuls points qui s'ossifient sont situés sur les parties latérales de la région occipitale et constituent les *exoccipitaux*.

Les ossifications qui se produisent dans le cartilage sont en nombre beaucoup plus considérable chez les Téléostéens et les Ganoïdes osseux.

Dans la région de l'anneau occipital cartilagineux, apparaissent un *basioccipital*, un *susoccipital* et deux *exoccipitaux*. Le basioccipital est le seul os situé sur le plancher du crâne qui ossifie cette partie dans laquelle se continue primitivement la notochorde (1).

Un grand nombre d'os peuvent apparaître dans la région du cartilage périotique. En avant est le *prootique*, qui rencontre souvent l'exoccipital du côté postérieur; en arrière se trouvent, en dessus l'*épiotique*, en dessous l'*opisthotique*, qui sont en connexion étroite, le premier avec le susoccipital, le second avec l'exoccipital. Sur la face dorsale du cartilage est une crête saillante constituée principalement par un os désigné sous le nom de *ptérotique*, que par erreur on appelle quelquefois squamosal, et que le *sphénotique* continue en avant. Le ptérotique, ou la région cartilagineuse qui lui correspond, fournit toujours une surface d'articulation pour l'hyomandibulaire.

Sur le plancher du crâne, dans la région du corps pituitaire, se forme un *basisphénoïde*, tandis que sur les parties latérales de la paroi de cette région du crâne prend naissance un os nommé *alisphénoïde*.

Plus en avant, des parties des parois latérales du crâne s'ossifient pour former les *orbito-sphénoïdes*.

Eu égard à l'ossification très incomplète du crâne cartilagineux des Dipnoïques, et à ce fait qu'il n'existe certainement aucune relation génétique directe entre les Téléostéens d'une part, les Amphibiens et les Amniotes de l'autre, on admettra très difficilement qu'il y ait, entre la plupart des parties ossifiées du crâne des Amphibiens et des Amniotes, et celles des Téléostéens, autre chose qu'une correspondance générale.

Chez les Amphibiens, les points ossifiés du cartilage crânien sont relativement peu nombreux. Dans la région occipitale, on observe une ossification latérale de chaque côté de l'exoccipital; mais la région basioccipitale ne s'ossifie pas, et la susoccipitale est tout au plus durcie par un dépôt calcaire.

La capsule périotique s'ossifie par un centre prootique, qui rencontre l'exoccipital en arrière.

La partie antérieure du crâne cartilagineux s'ossifie en un anneau osseux complet, l'os sphénethmoïdal, qui comprend une partie des régions ethmoïdale, orbito-sphénoïdale et présphénoïdale.

Chez les Amphibiens, le crâne cartilagineux avec ses centres d'ossification se sépare facilement des os de revêtement d'origine membraneuse.

Chez les Amniotes, le crâne cartilagineux, dont nous avons déjà décrit le développement chez l'embryon, est le siège, chez l'adulte, d'une ossification beaucoup plus étendue, et les os qui remplacent le

(1) La notochorde semble s'avancer également dans la partie postérieure de la région qui, en s'ossifiant, devient le basisphénoïde.

cartilage primitif s'unissent aux os dermiques pour former un crâne osseux continu.

Les centres d'ossification sont également beaucoup plus nombreux. Dans le segment occipital, on en observe qui sont analogues à ceux que l'on rencontre chez les Téléostéens, et il est probable que les exoccipitaux sont homologues dans toute la série des Vertébrés, tandis que le sus-occipital et le basi-occipital des types supérieurs sont simplement identiques par leur position avec les os de même nom chez les Poissons.

Le périotique présente ordinairement trois centres d'ossification reconnus d'abord par Huxley; ce sont le prootique, l'épiotique et l'opisthotique, dont la position a déjà été indiquée. Le prootique est le plus constant de ces os.

Chez les Reptiles, le prootique et l'opisthotique restent fréquemment distincts l'un de l'autre, même chez l'adulte.

Chez les Oiseaux, l'épiotique et l'opisthotique s'unissent de bonne heure au sus-occipital ainsi qu'à l'exoccipital; et à une période ultérieure, le prootique se fusionne également de la manière la plus intime avec les parties adjacentes.

Chez les Mammifères, ces trois ossifications se confondent en un tout continu, l'os *périotique*, qui peut s'unir en partie aux pièces voisines.

Dans la région pituitaire de la base du crâne, une paire de centres d'ossification ou, comme chez les types supérieurs, un centre unique (Parker) (1), donnent naissance au basisphénoïde; et en avant de cet os, une autre ossification basilaire, ou une paire de telles ossifications, forme le présphénoïde, tandis que, latéralement par rapport à ces deux centres, apparaissent, dans les régions alisphénoïdale et orbito-sphénoïdale, des centres d'ossification dont le développement peut être extrêmement restreint chez divers Sauropsidiens, de telle sorte que les parois latérales du crâne sont presque entièrement membraneuses ou cartilagineuses.

Dans la région ethmoïdale peuvent apparaître une ossification médiane, qui constitue le mésethmoïde, et des ossifications latérales qui deviennent les ethmoïdes latéraux ou préfrontaux; ceux-ci peuvent contribuer à la formation de la paroi antérieure de la boîte crânienne, ou être situés tout à fait en dehors de cette boîte et n'être en connexion qu'avec les capsules olfactives.

Cartilages labiaux. — Une série de formations squelettiques désignées sous le nom de cartilages labiaux, se développent, chez la plupart des Poissons, en avant et sur les côtés de la bouche, et sont en connexion avec les capsules

(1) D'après Kölliker, il y a, chez l'homme, deux centres d'ossification aussi bien pour le basisphénoïde que pour le présphénoïde.

olfactives ; et ces cartilages persistent même chez les types supérieurs, quoique sous une forme très réduite, en conservant leurs rapports avec les capsules olfactives. Chez les Cyclostomes, ils sont plus développés que dans tout autre type de Vertébrés.

La signification de ces cartilages est encore très obscure ; mais comme ils servent en partie de soutien aux lèvres et aux dents cornées des Cyclostomes ainsi que du Têtard de Grenouille, je suis porté à les considérer comme les restes d'un squelette primitif qui supportait la bouche en suçoir dont, pour des raisons déjà énoncées (p. 297), je crois que les ancêtres des Vertébrés actuels étaient pourvus.

(439) A. Dugès. Recherches sur l'Ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges. Paris, *Mém. savants étrang.* 1835, et *Ann. Sc. nat.*, I, 1834.

(440) C. Gegenbaur. *Untersuchungen z. vergleich. Anat. d. Wirbelthiere*, III. Heft. *Das Kopfskelet d. Selachier*. Leipzig, 1872.

(441) Günther. *Beob. ub. die Entwick. d. Gehörorgans*. Leipzig, 1842.

(442) O. Hertwig. Ueb. d. Zahnsystem d. Amphibien u. seine Bedeutung f. d. Genese d. Skelets d. Mundhöhle (*Archiv f. mikr. Anat.* XI, 1874, suppl.).

(443) T. H. Huxley. On the theory of the vertebrate skull. (*Proc. Royal Soc.* IX, 1858).

(444) T. H. Huxley. *The Elements of Comparative Anatomy*. London, 1869.

(445) T. H. Huxley. On the Malleus and Incus (*Proc. Zool. Soc.* 1869).

(446) T. H. Huxley. On Ceratodus Forsteri (*Proc. Zool. Soc.* 1876).

(447) T. H. Huxley. The nature of the craniofacial apparatus of Petromyzon (*Journ. of Anat. and Phys.*, X, 1876).

(448) T. H. Huxley. *The Anatomy of Vertebrated Animals*. London, 1871.

(449) W. K. Parker. On the structure and development of the skull of the Common Fowl (Gallus Domesticus) (*Phil. Trans.*, 1869).

(450) W. K. Parker. On the structure and development on the skull of the Common Frog (Rana temporaria) (*Phil. Trans.* 1871).

(451) W. K. Parker. On the structure and development of the skull in the Salmon (Salmo salar). Bakerian Lecture (*Phil. Trans.* 1873).

(452) W. K. Parker. On the structure and development of the skull in the Pig (Sus scrofa) (*Phil. Trans.* 1874).

(453) W. K. Parker. On the structure and development of the skull in the Batrachia. Part II (*Phil. Trans.* 1876).

(454) W. K. Parker. On the structure and development of the skull in the Urodelous Amphibia. Part III (*Phil. Trans.* 1877).

(455) W. K. Parker. On the structure and development of the skull in the Common Snake (Tropidonotus natrix) (*Phil. Trans.* 1878).

(456) W. K. Parker. On the structure and development of the skull in Sharks and Skates (*Trans. Zoolog. Soc.* 1878, X, pt. IV).

(457) W. K. Parker. On the structure and development of the skull in the Lacertilia. Pt. I, Lacerta agilis, L. viridis and Zootoca vivipara (*Phil. Trans.* 1879).

(458) W. K. Parker. The development of the Green Turtle (*The Zoology of the Voyage of H. M. S. Challenger*. I, pt. V).

(459) W. K. Parker. The structure and development of the skull in the Batrachia. Pt. III (*Phil Trans.* 1880).

(460) W. K. Parker et G. T. Bettany. *The Morphology of the Skull*. London, 1877.

(460') H. Rathke. *Entwick. d. Natter*. Königsberg, 1839.

(461) C. B. Reichert. Ueber die Visceralbogen d. Wirbelthiere (*Müller's Archiv.* 1837).

(462) W. Salensky. Beiträge z. Entwick. d. knorpeligen Gehörknöchelchen (*Morphol. Jahrbuch*, VI, 1880).

Voyez aussi Kölliker (n° 298), particulièrement en ce qui concerne le crâne de l'Homme et des Mammifères, et Gotte (n° 296).

CHAPITRE XX.

CEINTURES THORACIQUE ET PELVIENNE, SQUELETTE DES MEMBRES.

Ceinture thoracique.

Poissons. — La forme la plus simple de ceinture thoracique s'observe, parmi les Poissons, chez les Élasmobranches, où elle se compose d'une bande cartilagineuse recourbée, située de chaque côté du corps, de forme assez variable, et qui rencontre, en s'y unissant généralement, sa congénère du côté ventral. Son bord antérieur est contigu au dernier arc viscéral, et un bourrelet transversal qui s'élève sur son bord externe et postérieur, et qui forme la surface d'articulation pour le squelette du membre, la divise en une portion dorsale et une portion ventrale, que l'on peut appeler respectivement l'*omoplate* (*scapula*) et le *coracoïde*.

A cette bande cartilagineuse, qui peut s'ossifier en totalité ou en partie, s'ajoute, chez tous les autres groupes de Poissons, un support osseux formé par une série d'os d'origine membraneuse.

Chez les types pourvus de tels os, les parties cartilagineuses cessent de se rencontrer du côté ventral, excepté chez les Dipnoïques, où l'on observe une pièce ventrale cartilagineuse distincte de celle sur laquelle s'articule le membre. En outre, le cartilage se prolonge, au-dessous de l'articulation du membre, en deux apophyses ventrales, une antérieure et une postérieure, que l'on peut appeler, conformément à la nomenclature de Gegenbaur, *procoracoïde* et *coracoïde*. De ces apophyses, la procoracoïde est de beaucoup la plus saillante, et dans la plupart des cas on peut à peine distinguer la coracoïde. Toutefois, l'apophyse coracoïde est bien développée chez les Ganoïdes sélachoïdiens et les Téléostéens siluroïdes. Chez les Téléostéens, la région scapulaire s'ossifie fréquemment en deux parties, dont la plus petite a reçu de Parker le nom de procoracoïde, bien qu'elle soit toute différente du procoracoïde de Gegenbaur. Les os d'origine membraneuse tels qu'ils se présentent dans leur état le plus primitif chez l'Esturgeon et les Siluroïdes, consistent en scutelles dermiques encadrant le bord antérieur de la ceinture cartilagineuse. Il existe, chez l'Esturgeon, trois scutelles dermiques de chaque côté : une scutelle dorsale désignée sous

le nom de *supra-claviculaire* et qui, en haut, est reliée au crâne par le post-temporal; une pièce moyenne ou *clavicule*, et une ventrale ou *infra-claviculaire* (interclaviculaire) qui rencontre en dessous celle du côté opposé.

Chez la plupart des Poissons, les scutelles dermiques primitives sont devenues des os d'origine membraneuse sous-dermiques, et ordinairement l'infra-claviculaire n'est pas distinct; mais les deux clavicules constituent la partie la plus importante des éléments osseux d'origine membraneuse de la ceinture. Souvent aussi d'autres os dermiques (post-claviculaires) se trouvent en arrière de la rangée principale.

Le développement de ces parties chez les Poissons n'a encore été que peu étudié.

Je trouve que chez le *Scyllium*, parmi les Élasmobranches, chaque moitié de la ceinture scapulaire se développe sous la forme d'une bande cartilagineuse verticale sur le bord antérieur du rudiment de la nageoire et *en dehors des plaques musculaires*.

Avant que les tissus dont dérivent la ceinture thoracique aient acquis les caractères de véritable cartilage, les bandes des deux côtés se rencontrent du côté ventral, par suite d'une différenciation *in situ* des cellules mésoblastiques; de sorte qu'après s'être transformée en cartilage, la ceinture forme un arc indivis qui encercle le côté ventral du corps. En continuité avec le bord postérieur de cet arc, se développe, au niveau de la nageoire, une tige cartilagineuse horizontale, qui se continue en arrière le long de l'insertion de la nageoire et qui devient, comme on le verra dans la suite, le métaptérygium de l'adulte (fig. 359, *bp* et 363, *mp*). Les autres éléments squelettiques de la nageoire sont également en continuité avec cette tige.

Les perforations que présente la ceinture scapulaire ne sont pas dues tout d'abord à une résorption de tissu, mais au défaut de développement du cartilage dans les points occupés par des nerfs et des vaisseaux préexistants.

'Swirski (n° 472) a récemment observé le développement de ces parties chez les Téléostéens, et il a trouvé que chez le Brochet (*Esox*), la ceinture thoracique cartilagineuse est au début en continuité avec le squelette de la nageoire. Elle consiste en une baguette pourvue d'une apophyse dorsale scapulaire et d'une ventrale coracoïdienne. Une masse cartilagineuse indépendante donne naissance à un procoracoïde, qui s'unit à la masse principale pour former une pièce à trois rayons, semblable à celle de l'Esturgeon ou des Siluroïdes. L'apophyse coracoïde diminue peu à peu dans le cours du développement.

'Swirski en conclut que la pièce dite procoracoïde est jusqu'à un certain point un élément secondaire, et que la pièce coracoïde correspond à toute la partie ventrale de la ceinture des Elasmobranches; mais ses recherches ne me paraissent pas aussi complètes qu'on pourrait le désirer.

Amphibiens et Amniotes. — Chez tous les Amphibiens et tous les Amniotes, la ceinture thoracique comprend une série d'éléments plus ou moins constants, et les différences de structure qu'elle présente dans ces groupes et chez les Poissons sont si grandes, qu'on peut tout au plus établir quelques propositions générales sur les homologies des parties qui la composent dans les deux séries de types.

Suivant l'opinion généralement acceptée et basée sur les recherches de Parker, d'Huxley et de Gegenbaur, il existe une plaque coraco-scapulaire primitivement cartilagineuse homologue de celle des Poissons, et les os d'origine membraneuse que l'on observe chez ces derniers sont représentés, chez les Sauropsidiens et les Mammifères, par la clavicule et l'interclaviculaire, que l'on considère cependant d'ordinaire comme absents chez les Amphibiens. Récemment, Götte (n° 466) et Hoffmann (n° 467) ont combattu ces vues en se fondant sur une série d'observations embryologiques faites avec soin ; et tant que l'ensemble du sujet n'aura pas été approfondi par d'autres observateurs, il me paraît impossible de se prononcer catégoriquement entre des opinions contradictoires. On admet généralement que les éléments scapulo-coracoïdiens de la ceinture thoracique apparaissent sous la forme d'une paire de plaques cartilagineuses, une de chaque côté. La moitié dorsale de chaque plaque devient l'omoplate (*scapula*), qui peut, dans la suite, se diviser en un supra-scapulaire et en une omoplate proprement dite, tandis que la moitié ventrale forme le coracoïde, qui ne se sépare pas toujours de l'omoplate, et se divise d'ordinaire en un coracoïde proprement dit, un procoracoïde et un épicoracoïde. Par suite de la transformation en membranes de certaines parties des plaques cartilagineuses primitives, diverses ouvertures peuvent apparaître dans le cartilage, et les bandes qui les limitent, aussi bien dans le segment scapulaire que dans le segment coracoïdien, ont reçu des noms particuliers. La bande antérieure du segment coracoïdien, qui forme le procoracoïde, offre une importance spéciale. Sur le bord postérieur de chaque plaque, à la limite entre l'omoplate et le coracoïde, se trouve une cavité articulaire, la cavité glénoïde, destinée à recevoir la tête de l'humérus.

Les divergences entre Götte et Hoffmann d'un côté, et divers anatomistes de l'autre, portent particulièrement sur la clavicule et l'interclaviculaire. On regarde généralement la clavicule comme un os d'origine membraneuse qui peut, dans une certaine mesure, devenir cartilagineux. Pour les anatomistes cités ci-dessus, comme pour Rathke, elle est d'abord unie à la plaque coraco-scapulaire, dont elle forme la branche antérieure, qui est libre du côté ventral, mais unie du côté opposé à la partie principale de la plaque ; et Götte et Hoffmann la considèrent comme étant essentiellement un *os d'origine cartilagineuse*, qui cependant, chez la plupart des Reptiles, s'ossifie directement sans passer par l'état cartilagineux.

Suivant Götte, l'interclaviculaire (épisternum) provient d'une formation paire qui se développe sur les extrémités ventrales libres des clavicules ; mais les vues émises par cet auteur sur les homologies de cet os chez les Mammifères et les Amphibiens lui sont, sous beaucoup de rapports, particulières. Même en admettant les faits avancés par Götte, il ne me semble pas en résulter nécessairement que les déductions qu'il en tire soient exactes. La plus importante de ces déductions établit que la clavicule dermique des Poissons n'a pas d'homologue dans les types plus élevés. Accordons que dans ces groupes la clavicule, au premier stade de son développement, soit en continuité avec la plaque coraco-scapulaire, et que chez quelques formes elle puisse passer par l'état cartilagineux avant de s'ossifier ; encore me semble-t-il parfaitement possible qu'elle dérive phylogénétiquement de la clavicule des Poissons, mais qu'elle a perdu à un haut degré, même dans son développement, ses caractères primitifs, bien que ces caractères soient encore partiellement révélés par ce fait, qu'elle *s'ossifie ordinairement de très bonne heure, et en partie au moins comme os dermique* (1).

Il convient de commencer la description systématique du développement de la ceinture thoracique par les Amniotes, chez lesquels a été établie la nomenclature des éléments de cette ceinture.

Lacertiens. — La ceinture thoracique se compose, chez les Lacertiens, de deux plaques membraneuses, dont la partie antérieure du bord dorsal émet une pièce (Rathke, Götte) qui est libre à son extrémité ventrale. Cette pièce, que l'on regarde habituellement (Gegenbaur, Parker) comme indépendante du reste de la ceinture, donne naissance à la clavicule et à l'interclaviculaire. Bientôt la plaque scapulo-coracoïdienne devient cartilagineuse, en même temps que la pièce claviculaire passe directement de l'état membraneux à l'état osseux. Les extrémités ventrales des deux pièces claviculaires s'élargissent pour former deux plaques dirigées dans le sens longitudinal, qui s'unissent l'une à l'autre et, en s'ossifiant, forment l'interclaviculaire.

L'interclaviculaire de l'*Anguis* est décrit d'une manière très différente par Parker. Il résulte, d'après cet auteur, de deux paires d'os « fixés sur la partie antéro-inférieure du présternum, » et qui plus tard se confondent en une seule pièce.

Chéloniens. — Chez les Chéloniens, la ceinture thoracique consiste, de chaque côté (Rathke), en un cartilage trirayonné, dont l'une des branches est dorsale, les deux autres ventrales. Tout le monde admet que la branche dorsale est l'omoplate, et la ventrale postérieure, le coracoïde ; mais tandis qu'en général on considère la branche ventrale antérieure comme le procoracoïde, Götte et Hoffmann soutiennent que, bien qu'elle soit formée de cartilage, elle

(1) Le fait que la clavicule sort, pour ainsi dire, de sa voie en devenant cartilagineuse avant de s'ossifier, peut s'expliquer peut-être par l'hypothèse que ses relations étroites avec d'autres parties de la ceinture scapulaire ont déterminé, par une sorte de contagion, une variation dans ses caractères histologiques.

est l'homologue de la pièce antérieure des plaques scapulaires primitives des Lacertiens, et par conséquent l'homologue de la clavicule.

Parker et Huxley (celui-ci avec doute) pensent que les trois éléments antérieurs du plastron ventral (l'entoplastron et les épiplastrons sont les homologues de l'interclaviculaire et des clavicules : mais si l'on réfléchit que ces plaques semblent appartenir à un système secondaire d'ossifications dermiques spéciales aux Chéloniens, cette homologie ne paraîtra pas probable.

Oiseaux. — Il existe des divergences très grandes dans la manière de voir des auteurs sur le développement de la ceinture thoracique des Oiseaux.

Tous sont d'accord quant à la présence, dans les formes types, de la plaque coraco-scapulaire et de deux pièces claviculaires indépendantes. En ce qui concerne la clavicule et l'interclaviculaire, Parker (n° 468) trouve que l'extrémité scapulaire de la clavicule se fixe sur une masse cartilagineuse qu'elle ossifie et qu'il considère comme le méso-scapulaire, tandis que l'interclaviculaire est formé par une masse de tissu comprise entre les extrémités des clavicules, là où elles se rencontrent du côté ventral, et dont provient la plaque élargie située à leur point de jonction.

Gegenbaur regarde les deux pièces claviculaires primitives comme représentant simplement des clavicules, sans aucun élément scapulaire ; il soutient que les clavicules ne passent pas absolument de l'état de membrane à l'état d'os, mais qu'une bande délicate de cartilage précède les pièces osseuses. Il ne trouve pas d'interclaviculaire.

D'après Götte et Rathke, la clavicule est d'abord en continuité avec la plaque coraco-scapulaire ; mais elle s'en sépare de bonne heure et passe tout entière directement de l'état membraneux à l'état osseux. Götte avance en outre que les interclaviculaires naissent sous la forme de deux excroissances des extrémités médianes des clavicules, qui, à une période précoce du développement, se prolongent le long des bords internes des deux moitiés du sternum. Bientôt elles se séparent des clavicules, qui se rencontrent ensuite pour former le furculum (la fourchette), tandis qu'au point de réunion des deux moitiés du sternum, les rudiments interclaviculaires donnent naissance *à la carène de cet os* et au ligament qui l'unit à la fourchette. Les observations de Götte, d'après lesquelles la carène du sternum est en réalité un interclaviculaire, me paraissent être d'une grande importance.

Chez l'Autruche (*Struthio*), il existe un procoracoïde séparé en partie du coracoïde par un intervalle. Il est dû à la formation d'une fenêtre dans une plaque coracoïdienne cartilagineuse primitivement continue (Hoffmann). Chez l'Emeu (*Dromæus*) et le Casoar (*Casuarius*), on rencontre des clavicules (fusionnées avec l'omoplate chez l'Emeu adulte), bien qu'elles manquent chez d'autres Ratites (Parker, etc.).

Mammifères. — L'élément coracoïdien de la plaque coraco-scapulaire est très réduit chez les Mammifères, et forme tout au plus une simple apophyse (excepté chez les Ornithodelphes) qui, toutefois, s'ossifie séparément (1).

(1) Sabatier regarde cette apophyse, qui est connue sous le nom d'apophyse coracoïde, comme étant le procoracoïde ; et d'après lui, le tiers supérieur de la cavité glénoïde, dont l'ossification se fait par un centre spécial, est le véritable coracoïde. L'absence d'un procoracoïde chez les Ornithodelphes est, à mon avis, un obstacle sérieux à la manière de voir de Sabatier.

A l'égard des clavicules, on observe ici les mêmes divergences d'interprétations que pour d'autres types.

D'après Rathke, la clavicule est d'abord en continuité avec la plaque coraco-scapulaire ; bientôt cependant elle s'en sépare et s'ossifie de très bonne heure, même avant tout autre os dans l'embryon humain. Mais Gegenbaur a fait voir que la clavicule de l'Homme est pourvue d'un axe central cartilagineux, observation qui a été confirmée par Kölliker et étendue à d'autres Mammifères par Götte. Toutefois, son mode d'ossification est, sous beaucoup de rapports, intermédiaire entre celui d'un véritable os d'origine cartilagineuse et celui d'un os d'origine membraneuse. Les extrémités des clavicules restent cartilagineuses pendant quelque temps, ou même d'une manière permanente, et ont été considérées par Parker, sans raisons suffisantes à mon avis, comme des parties du méso-scapulaire et du procoracoïde. Le méso-scapulaire de Parker peut s'ossifier séparément. Les homologies de l'épisternum sont encore très discutées. Suivant Götte, qui a étudié le développement de ces parties plus complètement que tout autre anatomiste, les éléments interclaviculaires pairs s'étendent en arrière à partir des extrémités ventrales des clavicules, s'unissent et forment un interclaviculaire un peu en forme de T, qui recouvre l'extrémité antérieure du sternum. Cet état est permanent chez les Ornithodelphes, avec cette restriction que la partie antérieure du sternum s'atrophie. Mais dans les formes supérieures, l'interclaviculaire se divise presque subitement en trois parties, dont les deux latérales restent distinctes, tandis que l'élément médian se fusionne avec la portion adjacente du sternum, avec laquelle il constitue le présternum (*manubrium sterni*). Si l'on s'en rapporte aux données de Götte, et elles ont été en grande partie confirmées par Hoffmann, les homologies qu'il a reconnues semblent établies d'une manière satisfaisante. Ainsi que nous l'avons dit page 517, Ruge (n° 438 pense que Götte s'est trompé sur l'origine du présternum.

Gegenbaur regarde les éléments latéraux comme des parties de l'interclaviculaire ; mais suivant Parker il en est autrement, et ils sont les homologues de l'omosternum de la Grenouille, que Götte considère cependant comme un véritable interclaviculaire.

Amphibiens. — Chez les Amphibiens, les deux moitiés de la ceinture thoracique consistent chacune en une plaque continue, dont la portion ventrale ou coracoïdienne est bifurquée et se compose de deux apophyses en forme de tige, l'une postérieure plus grande, l'autre antérieure plus petite, qui s'unissent du côté dorsal. Chez les Urodèles, ces deux apophyses restent toujours libres à leur extrémité ventrale, mais elles s'unissent chez les Anoures, et l'espace qu'elles circonscrivent forme une fenêtre. On regarde ordinairement (Gegenbaur, Parker) l'apophyse antérieure comme le procoracoïde ; mais Götte a montré que par son mode de développement elle ressemble extrêmement à la clavicule des formes supérieures, et se comporte d'une manière toute différente de la pièce dite procoracoïde chez les Lacertiens. On doit cependant remarquer qu'elle diffère de la clavicule en ce qu'elle ne se sépare jamais de la plaque coraco-scapulaire, condition dont on ne trouve l'analogue que dans le cas également douteux des Chéloniens. Suivant Parker, il n'y a pas de clavicule chez les Amphibiens, tandis que Gegenbaur soutient qu'une ossification qui se développe chez beaucoup d'Anoures (mais non chez

les Urodèles) dans le périchondre, sur le bord antérieur de la tige cartilagineuse mentionnée plus haut, représente la clavicule. Les observations de Götte sur l'ossification de cet os jettent un certain doute sur cette manière de voir de Gegenbaur; d'un autre côté, le fait que la tige cartilagineuse peut être complètement enveloppée par l'os dont il s'agit, rend très improbable cette vue de Gegenbaur, qu'il existe à la fois une clavicule et un procoracoïde.

Les Urodèles sont dépourvus d'interclaviculaire; mais dans ce groupe et chez beaucoup d'Anoures, une apophyse s'élève de l'extrémité de chacune des tiges (procoracoïdes) que Götte considère comme des clavicules. Les deux apophyses se réunissent sur la ligne médiane et constituent en avant l'élément impair antérieur de la ceinture thoracique (omosternum de Parker). Elles recouvrent parfois les épicoracoïdes en arrière, se fusionnent avec eux et les relient ensemble sur la ligne médiane. Parker, qui a décrit l'origine paire de la pièce dite omosternum, considère cette pièce comme n'étant pas l'homologue de l'interclaviculaire et la compare à son omosternum des Mammifères.

(463) Bruch. Ueber die Entwicklung der Clavicula und die Farbe des Blutes (*Zeit. f. wiss. Zool.*, IV. 1853).

(464) A. Dugès. Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges (*Mémoires des savants étrang. Académie royale des sciences de l'Institut de France*, VI, 1835).

(465) C. Gegenbaur. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere*, 2 Heft. *Schultergürtel der Wirbelthiere. Brustflosse der Fische.* Leipzig, 1865.

(466) A. Götte. Beiträge z. vergleich. Morphol. d. Skeletsystems d. Wirbelthiere : Brustbien u. Scholtergürtel (*Archiv f. mikr. Anat.*, XIV. 1877).

(467) C. K. Hoffmann. Beiträge z. vergleichenden Anatomie d. Wirbelthiere. *Niederländisches Archiv f. Zool.*, V. 1879.

(468) W. K. Parker. A Monograph on the Structure and Development of the Shoulder-girdle and Sternum in the Vertebrata. *Ray Society*, 1868.

(469) H. Rathke. *Ueber die Entwicklung der Schildkröten.* Braunschweig, 1848.

(470) H. Rathke. *Ueber den Bau und die Entwicklung des Brustbeins der Saurier*, 1853.

(471) A. Sabatier. *Comparaison des ceintures et des membres antérieurs et postérieurs dans la Série des Vertébrés.* Montpellier, 1880.

(472) Georg 'Swirski. *Untersuch. üb. d. Entwick. d. Schultergürtels u. d. Skelets d. Brustflosse d. Hechts.* Inaug. Diss. Dorpat, 1880.

Ceinture pelvienne.

Poissons. — La ceinture pelvienne des Poissons consiste, de chaque côté, en une bande cartilagineuse sur la face externe et postérieure de laquelle s'articule ordinairement l'élément basilaire de la nageoire abdominale. Cette articulation la divise en deux segments, un iliaque dorsal, et un pubien ventral. Jamais le segment iliaque ne s'articule avec la colonne vertébrale.

Chez les Élasmobranches, les deux bandes s'unissent du côté ventral, mais le segment iliaque est peu développé. Chez les Chimères, il existe une apophyse iliaque bien développée, tandis que les parties pubiennes de la ceinture ne sont unies que par du tissu conjonctif.

Chez les Ganoïdes cartilagineux, la ceinture pelvienne se sépare à peine du squelette de la nageoire. Elle ne s'unit pas à celle du côté

opposé, et elle consiste en une plaque pourvue d'apophyses pubienne et iliaque faiblement développées.

Il n'existe, chez les Dipnoïques, qu'un simple cartilage médian qui s'articule avec le membre, mais qui est dépourvu d'apophyse iliaque. Chez les Ganoïdes osseux et les Téléostéens, on trouve de chaque côté un os qui rencontre son congénère sur la ligne médiane ventrale et que l'on regarde d'ordinaire comme le rudiment de la ceinture pelvienne; mais Davidoff a essayé de montrer qu'il constitue l'élément basilaire de la nageoire, et qu'à l'exception du Polyptère, ces types manquent d'une véritable ceinture pelvienne.

Il résulte de mes propres observations, que le mode de développement de la ceinture pelvienne chez le *Scyllium* est très semblable à celui de la ceinture thoracique. De chaque côté se trouve une bande, en continuité sur son bord postérieur avec l'élément basilaire de la nageoire (fig. 360 et 362). Avant de se transformer en véritable cartilage, cette bande rencontre celle du côté opposé sur la ligne médiane ventrale et s'y unit; et bien que l'apophyse iliaque (*il*) ne soit jamais très considérable, elle est cependant mieux développée chez l'embryon que chez l'adulte et se dirige d'abord presque horizontalement en avant.

Amphibiens et Amniotes. — La ceinture pelvienne cartilagineuse primitive des types plus élevés se divise, comme celle des Poissons, en un segment dorsal et un segment ventral qui se rencontrent en formant, pour l'articulation du fémur, une cavité articulaire désignée sous le nom d'*acetabulum*. Le segment dorsal est toujours simple, et il est relié par des côtes rudimentaires à la région sacrée de la colonne vertébrale, et parfois aux vertèbres des régions lombaire ou caudale adjacentes. En s'ossifiant il forme toujours l'ilium.

Le segment ventral se compose ordinairement de deux parties plus ou moins indépendantes, une antérieure et une postérieure, qui deviennent respectivement, en s'ossifiant, le pubis et l'ischion. L'espace compris entre elles reçoit le nom de trou obturateur. Chez les Amphibiens, ces deux parties ne sont pas séparées et rappellent sous ce rapport la ceinture pulvienne des Poissons. En général, elles rencontrent du côté ventral les éléments correspondants du côté opposé et forment avec eux une symphyse. La symphyse du pubis et celle de l'ischion peuvent être en continuité (Mammifères, Amphibiens).

Les observations sur le développement de la ceinture pelvienne chez les Amphibiens et les Amniotes sont presque aussi insuffisantes que celles effectuées sur les Poissons.

Amphibiens. — Chez les Amphibiens (Bunge, n° 473), les deux moitiés de la ceinture pelvienne se développent sous la forme de deux masses cartilagi-

neuses indépendantes, qui s'unissent dans la suite sur la ligne médiane ventrale.

Chez les Urodèles (*Triton*), chaque masse consiste en une simple plaque de cartilage, que l'acétabulum divise en une partie dorsale et une ventrale. Les parties ventrales ne se divisent pas en deux segments et s'unissent relativement tard par une symphyse.

La partie dorsale s'ossifie et devient l'ilium. La ventrale renferme d'ordinaire une seule ossification dans sa moitié postérieure, qui forme l'ischion, tandis que sa moitié antérieure, que l'on peut regarder comme représentant le pubis, reste le plus souvent cartilagineuse. Mais, d'après Huxley (n° 475), cette dernière présente, chez la Salamandre, un centre particulier d'ossification, qui toutefois ne paraît pas constant (Bunge). Entre l'ischion et le pubis est un petit trou obturateur, qui livre passage au nerf obturateur. Ce trou résulte de ce que la portion de tissu qui correspond au point occupé par le nerf ne se transforme pas en cartilage.

Sur la ligne médiane ventrale, en avant du pubis, est un cartilage particulier, dont le développement est indépendant de celui des parties proprement dites de la ceinture pelvienne et a lieu beaucoup plus tard. On peut l'appeler cartilage prépubien.

Lacertiens. — Chez les Lacertiens, la ceinture pelvienne se compose de chaque côté d'une masse cartilagineuse à peu près triradiée, pourvue d'une apophyse dorsale (iliaque) et de deux ventrales (pubienne et ischiatique). L'acétabulum est situé sur sa face externe, au point de jonction des trois apophyses, dont chacune peut être considérée comme prenant part à sa formation. Les extrémités distales du pubis et de l'ischion sont en contact immédiat au moment de leur formation; mais plus tard elles se séparent. A un stade avancé, chacune d'elles s'unit par une symphyse ventrale à l'apophyse correspondante du côté opposé. Un centre d'ossification apparaît dans chacune des trois apophyses du cartilage primitif.

Oiseaux. — Les parties de la ceinture pelvienne ne se développent plus, chez les Oiseaux, en un cartilage continu (Bunge). Le pubis peut être distinct, ou, comme chez le Canard, les trois éléments. On voit de bonne heure une courte apophyse antérieure sur l'ilium. Le pubis et l'ischion ont d'abord leurs grands axes disposés à angle droit sur celui de l'ilium; mais ils s'inclinent peu à peu pour se placer parallèlement à ce dernier, de manière que leurs extrémités distales regardent en arrière et ne s'unissent pas du côté ventral, si ce n'est dans une ou deux formes de Struthionides.

Mammifères. — Chez les Mammifères, la ceinture pelvienne se constitue à l'état de cartilage comme chez les formes inférieures; mais chez l'Homme tout au moins, la portion pubienne se forme indépendamment du reste du cartilage (Rosenberg). On observe les trois centres ordinaires d'ossification, et les trois pièces se réunissent dans la suite en un seul os, l'os innominé. Le pubis et l'ischion de droite et de gauche s'unissent l'un à l'autre du côté ventral, de manière à entourer complètement le trou obturateur.

Huxley pense que les os marsupiaux des Monotrèmes et des Marsupiaux, qui sont, comme l'a montré Gegenbaur (n° 474), préformés à l'état de cartilage, sont les homologues de l'os prépubien des Urodèles; mais eu égard à la distance considérable qui sépare les Urodèles et les Mammifères,

cette homologie ne peut être regardée que comme une conjecture. Il croit en outre que les prolongements antérieurs des extrémités ventrales cartilagineuses du pubis des Crocodiles sont également des formations de même nature.

(173) A. Bunge. *Untersuch. z. Entwick. d. Beckengürtels d. Amphibien, Reptilien u. Vögel. Inaug. Diss.* Dorpat, 1880.

(174) C. Gegenbaur. Ueber d. Ausschluss des Schambeins von d. Pfanne d. Hüftgelenkes (*Morph. Jahrbuch*, II. 1876).

(175) Th. H. Huxley The characters of the Pelvis in Mammalia, etc. (*Proc. of Roy. Soc.*, XXVIII. 1879).

(176) A. Sabatier *Comparaison des ceintures et des membres antérieurs et postérieurs dans la Série des Vertébrés.* Montpellier, 1880.

Comparaison des ceintures thoracique et pelvienne.

Dans toute la série des Vertébrés, on observe une homologie sérialaire plus ou moins complète entre les ceintures thoracique et pelvienne.

Chez les Poissons cartilagineux, chacune de ces ceintures se compose d'une bande continue, que l'articulation de la nageoire divise en une partie dorsale et une partie ventrale. La première est relativement peu développée dans la ceinture pelvienne, tandis que dans la ceinture thoracique elle peut s'articuler avec la colonne vertébrale. Au cartilage primitif de la ceinture thoracique s'ajoutent, chez la plupart des Poissons, des os dermiques secondaires qui font défaut dans la ceinture pelvienne.

Chez les Amphibiens et les Amniotes, le segment ventral de chaque ceinture se divise en une partie antérieure et une postérieure, dont la première constitue le procoracoïde et le pubis, la seconde, le coracoïde et l'ischion ; toutefois, ces parties sont très imparfaitement différenciées dans la ceinture pelvienne des Urodèles. En général, les parties ventrales de la ceinture pelvienne s'unissent en dessous par une symphyse. Les parties correspondantes de la ceinture thoracique se rencontrent également du côté ventral chez les Amphibiens ; mais dans la plupart des autres types elles sont séparées par le sternum, qui n'a pas d'homologue dans la région pelvienne, à moins qu'on ne regarde comme tel le cartilage prépubien. Le segment dorsal ou scapulaire de la ceinture thoracique reste libre, tandis qu'une articulation solide s'établit entre la ceinture pelvienne et la colonne vertébrale.

Si la clavicule des types supérieurs dérive des os dermiques de la ceinture thoracique des Poissons, elle est sans homologue dans la ceinture pelvienne ; mais si, comme l'admettent Götte et Hoffmann, elle constitue une partie de la ceinture cartilagineuse primitive, la manière de voir habituelle sur l'homologie sérialaire des segments

ventraux des deux ceintures chez les types supérieurs devra être examinée à nouveau.

Membres.

Il convient de décrire ici non seulement le développement du squelette des membres, mais encore celui des membres eux-mêmes. En outre, les membres des Poissons diffèrent tellement de ceux des Amphibiens et des Amniotes, qu'il vaut mieux traiter séparément du développement de ces deux types de membres.

Chez les Poissons, les premiers rudiments des membres se montrent comme de légers épaississements épiblastiques en forme de bourrelets longitudinaux, qui ont une étroite ressemblance avec les premiers rudiments des nageoires impaires.

Ces bourrelets sont au nombre de deux de chaque côté, un antérieur situé immédiatement en arrière du dernier repli viscéral, et un postérieur au niveau du cloaque. Il n'existe entre eux, chez la plupart des Poissons, aucune connexion; mais chez quelques embryons d'Elasmobranches, plus particulièrement dans celui de *Torpedo*, ils sont reliés ensemble au moment de leur premier développement par une ligne de cellules épiblastiques columnaires (1). Cette ligne de communication est une formation très éphémère, et après qu'elle a disparu, les rudiments de nageoires deviennent plus proéminents et consistent (fig. 358, *b*) en un bourrelet saillant formé à la fois d'épiblaste et de mésoblaste, mais sur le bord externe duquel est un repli formé d'épiblaste seulement et qui atteint bientôt des dimensions considérables. A un stade subséquent, le mésoblaste pénètre dans ce repli, et la nageoire n'est alors qu'un simple bourrelet de mésoblaste recouvert d'épiblaste. Le développement des nageoires pectorales est d'ordinaire de beaucoup en avance sur celui des nageoires abdominales.

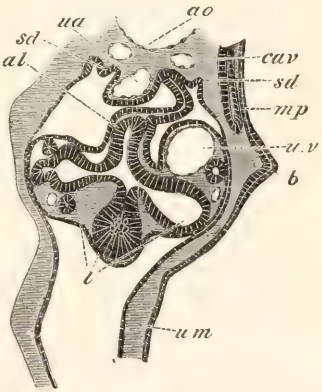


Fig. 358. — Coupe transversale au niveau du cordon ombilical de la portion ventrale du tronc d'un jeune embryon de *Scyllium* (*).

Pour ce qui concerne l'histoire ultérieure du développement, nous devons nous borner au *Scyllium*, comme étant le seul type qui ait été convenablement étudié.

(1) F. M. Balfour, *Monograph on Elasmobranch Fishes*, pp. 101-2.

(*) *b*, nageoire pectorale. — *ao*, aorte dorsale. — *cav*, veine cardinale. — *ua*, artère vitelline. — *uv*, veine vitelline. — *al*, duodénum. — *l*, foie. — *sd*, orifice du canal segmentaire dans la cavité générale. — *mp*, plaque musculaire. — *um*, canal vitellin.

La bandelette qui relie à l'origine les deux nageoires de chaque côté se dirige presque longitudinalement, en s'inclinant un peu obliquement en bas. Il en résulte que l'insertion de chaque paire de membres se fait sur une ligne un peu en biais, et que ceux de la paire abdominale se rencontrent presque sur la ligne médiane ventrale, à une faible distance en arrière de l'anus.

Le bourrelet allongé qui forme le rudiment de chaque nageoire devient de plus en plus saillant et plus épais proportionnellement à sa longueur ; mais en même temps son insertion sur le côté du corps se raccourcit d'arrière en avant, de telle sorte que ce qui en constituait originellement le *bord adhérent* devient en partie le *bord postérieur*. Ce processus s'exécute d'une manière beaucoup plus complète pour les nageoires pectorales que pour les abdominales, et les variations de forme que les premières éprouvent dans leur développement peuvent se déduire des figures 359 et 363.

Avant de passer au développement du squelette des nageoires, on peut remarquer que la connexion établie entre les deux rudiments des nageoires par une ligne épithéliale ininterrompue suggère l'hypothèse qu'ils sont les restes de deux nageoires latérales continues (1).

Peu après avoir émis, dans mon travail sur les Élasmobranches, l'opinion que les nageoires paires étaient les restes de nageoires latérales continues, parurent deux très intéressants mémoires de Thacker (n° 489) et de Mivart (n° 484), dans lesquels ils soutiennent cette manière de voir en se fondant sur des raisons entièrement nouvelles, tirées de la structure du squelette adulte des nageoires paires comparée à celle des nageoires impaires (2).

(1) Maclise ainsi que Humphry (*Journal of Anat. and Phys.*, vol. V) avaient antérieurement suggéré l'idée que les nageoires paires avaient des rapports avec les nageoires impaires.

(2) Dans un mémoire (n° 477) qui forme une contribution importante à nos connaissances sur la structure des nageoires abdominales, Davidoff a essayé de tirer de ses observations certains arguments contre la théorie de la nageoire latérale. Son principal argument repose sur ce fait, que des nerfs spinaux en nombre variable, mais souvent considérable, situés en avant de la nageoire abdominale, s'unissent par une commissure longitudinale au plexus nerveux proprement dit qui fournit à la nageoire. Il en conclut que la nageoire abdominale a éprouvé un déplacement, et qu'elle a pu par conséquent être autrefois située immédiatement en arrière des arcs viscéraux. Si tel est le plus puissant argument que l'on puisse invoquer contre la théorie soutenue dans le texte, il y a de grandes probabilités, à mon avis, pour qu'elle finisse par être acceptée de tous. Car, à supposer même que la conclusion que Davidoff tire des caractères du plexus lombaire soit exacte, il n'y a, autant je puis voir, rien dans la théorie de la nageoire latérale qui soit en contradiction avec un déplacement des nageoires abdominales ; d'un autre côté, le fait qu'un cordon longitudinal réunit quelques-uns des nerfs spinaux en avant de la nageoire abdominale peut recevoir une autre interprétation. Ce cordon pourrait, par exemple, être le reste d'une disposition remontant à l'époque où la nageoire abdominale avait une forme plus allongée qu'aujourd'hui, et s'étendait par conséquent plus en avant.

En tout cas, nos connaissances sur la nature et l'origine des plexus nerveux sont beaucoup trop imparfaites, pour que nous puissions baser sur leurs caractères des conclusions telles que celles qu'en a tirées Davidoff.

Le développement du squelette n'a malheureusement pas été jusqu'ici observé dans tous ses détails. J'ai fait cependant quelques recherches sur ce sujet chez le *Scyllium*, et 'Swirski en a fait également chez le Brochet.

Chez le *Scyllium*, il y a une grande analogie entre le développement des nageoires pectorales et celui des nageoires abdominales.

Au stade le plus précoce, le squelette des deux nageoires consiste en une tige qui naît sur le côté postérieur de la ceinture thoracique ou de la ceinture pelvienne, et qui se dirige en arrière parallèlement au grand axe du corps. Le bord externe de cette tige se continue en une plaque qui se prolonge dans la nageoire et qui se divise de très bonne heure en une série de rayons parallèles, perpendiculaires sur la tige longitudinale.

En d'autres termes, le squelette primitif des deux nageoires se compose d'une tige longitudinale qui court le long de leur base et émet à angle droit une série de rayons qui s'étendent dans chacune d'elles. La tige longitudinale, que l'on peut appeler le *basipterygium*, est de plus en continuité en avant avec la ceinture thoracique ou la ceinture pelvienne, suivant le cas.

Fig. 359. — Coupe longitudinale et horizontale de la nageoire pectorale d'un jeune embryon de *Scyllium* (*).

Le squelette primitif de la nageoire pectorale se voit en coupe longitudinale dans la figure 359, et celui de la nageoire abdominale à un stade un peu plus avancé dans la figure 360.

La figure 361 représente une coupe transversale du basiptérygium (*mpt*) de la nageoire pectorale et de la plaque qui s'étend de cette tige dans la nageoire.

Avant de décrire la destinée ultérieure des deux nageoires, il n'est peut-être pas inutile de montrer que leur structure embryonnaire vient à l'appui de la manière de voir à laquelle conduit la considération des parties molles de ces organes.

Mes observations montrent que le squelette embryonnaire des nageoires paires se compose d'une série de rayons parallèles semblables à ceux des nageoires impaires. Ces rayons supportent la portion molle

(*) Le squelette de la nageoire était encore à l'état de cartilage embryonnaire.

bsp, basiptérygium (plus tard metaptérygium). — *r*, rayons de la nageoire. — *p.g.*, coupe transversale de la ceinture thoracique. — *f*, perforation dans cette ceinture. — *p.c.*, paroi de la cavité péritonéale.

de la nageoire, qui a la forme d'une crête longitudinale, et ils sont en continuité à leur base avec une tige longitudinale, due très probablement à un développement secondaire. Comme l'a montré Mivart, une tige semblable se développe parfois aussi pour servir de support aux rayons cartilagineux des nageoires impaires. Thacker et Mivart considèrent la tige longitudinale des nageoires paires comme résultant de la coalescence des bases de rayons primitivement indépendants dont la nageoire, suivant eux, était composée à l'origine. Cette manière de voir est en soi assez vraisemblable ; mais on ne découvre, dans l'embryon, aucun indice que la tige en question soit due à la coalescence de rayons, bien que le fait qu'elle est en continuité parfaite avec les bases des rayons parle un peu en faveur de cette vue (1).

Fig. 300. — Nageoire abdominale d'un très jeune embryon femelle de *Scyllium catulus* (*).

On peut mentionner encore ici un fait qui semblera peut-être une difficulté : c'est que le cartilage embryonnaire dont dérivent les rayons des nageoires est, sur une étendue considérable dans la nageoire pectorale, et à un certain degré dans la nageoire abdominale, tout d'abord une lame continue qui se divise dans la suite en rayons. Cependant, je suis porté à considérer cette particularité comme résultant simplement de la manière dont le mésoblaste indifférent se transforme en cartilage ; on n'en peut tirer, en tout cas, aucune conclusion contraire aux vues exposées plus haut, puisque, d'après mes observations, les rayons de la nageoire impaire sont dus semblablement à la division d'une lame continue. La segmentation des rayons est toujours en grande partie achevée avant que le tissu en question soit suffisamment différencié pour qu'un histologiste puisse lui donner le nom de cartilage.

Thacker et Mivart regardent tous les deux les ceintures thoracique et pelvienne comme ayant été formées par des excroissances ventrales et dorsales de l'extrémité antérieure de la tige longitudinale qui supporte les rayons des nageoires.

(1) Thacker base plus particulièrement sa manière de voir sur la forme adulte des nageoires abdominales chez les Ganoïdes cartilagineux, en s'appuyant surtout sur celles du *Polyodon*, chez lequel la partie qui constitue la plaque basilaire des autres formes est divisée en segments distincts. Comme le soutiennent Gegenbaur et Davidoff, il se peut que la segmentation de cette plaque soit secondaire ; mais l'opinion de Thacker, que la segmentation est un caractère primitif, me semble, tant que des faits précis en faveur du contraire feront défaut, être la plus naturelle.

(*) *ptg*, le ptérygoïde. — *pu*, apophyse pubienne de la ceinture pelvienne. — *il*, son apophyse iliaque.

Je ne vois aucune objection théorique à élever contre cette vue, qui est appuyée plutôt que contredite par ce fait, que les ceintures thoracique et pelvienne naissent en continuité avec les tiges longitudinales des nageoires correspondantes et que pendant longtemps elles restent unies à ces tiges. On peut en dire autant de cette particularité, que la partie la première constituée de chaque ceinture est celle qui se trouve dans le voisinage de la tige longitudinale (basiptérygium) de la nageoire, tandis que les prolongements dorsaux et ventraux sont dus à des excroissances ultérieures.

Le développement subséquent du squelette des deux nageoires demande à être traité séparément.

Nageoire abdominale. — Les changements qui surviennent dans

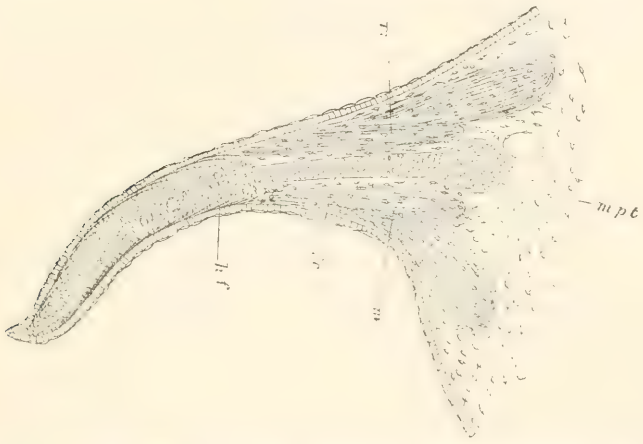


Fig. 361. — Coupe transversale de la nageoire pectorale d'un jeune embryon de *Scyllium stellare* (*).

la nageoire abdominale sont relativement peu importants. Pendant toute la vie, elle reste comme une saillie latérale du corps dirigée presque horizontalement, et la tige longitudinale — le basiptérygium — située à sa base conserve sa forme. Pendant longtemps elle demeure fixée à la ceinture pelvienne ; mais elle s'en sépare dans la suite. Le rayon antérieur de la nageoire continue à s'articuler directement avec la ceinture pelvienne après la séparation du basiptérygium (fig. 362), et les autres rayons finissent par se séparer de cette tige, avec laquelle cependant ils restent articulés. Ils se segmentent aussi transversalement à un certain degré. Enfin, l'extrémité postérieure de la tige basiptérygienne se sépare pour former le rayon terminal.

La nageoire abdominale conserve donc dans tous les points essentiels sa disposition primitive.

(*) *mp t*, tige basiptérygienne (métaptérygium). — *fr*, rayon de la nageoire. — *m*, muscles. — *cf*, fibres cornées.

Nageoire pectorale. — A son premier stade, la nageoire pectorale ne diffère de la nageoire abdominale qu'en des points d'ordre secondaire. Elle présente la même tige longitudinale ou basiptérygienne, sur laquelle se fixent les rayons de la nageoire, et dont la position à la base de celle-ci se voit nettement sur la coupe transversale (fig. 361, *mpt*). En avant, cette tige se continue avec la ceinture thoracique (fig. 359 et 363).

Les changements qui surviennent dans le cours du développement ultérieur sont toutefois beaucoup plus considérables dans la nageoire pectorale que dans la nageoire abdominale.

Par suite du processus dont nous avons parlé plus haut, d'après lequel l'insertion de la nageoire pectorale à la paroi du corps se rac-

Fig. 362. — Nageoire abdominale d'un jeune embryon mâle de *Scyllium stellatum*.

courcit d'arrière en avant, la tige basiptérygienne se porte en dehors, pendant que son extrémité antérieure reste fixée à la ceinture thoracique. Elle arrive ainsi à former le bord postérieur du squelette de la nageoire (fig. 363 et 364 *mp*) et à constituer le *metapterygium* de Gegenbaur, pour se séparer enfin de la ceinture thoracique et s'articuler simplement avec son bord postérieur.

La plaque cartilagineuse qui, du basiptérygium, se continue en dehors dans la nageoire, ou, comme nous pouvons l'appeler désormais, le métaptérygium, est loin de se diviser en rayons aussi complètement que dans le cas de la nageoire abdominale, et ceci s'applique particulièrement à la partie basilaire de la plaque. En fait, cette portion basilaire ne se divise d'abord qu'en deux parties (fig. 363), une située en avant, à son extrémité antérieure (*mc.p*), et une postérieure

[illegible]

plus grande, étendue le long de la base du reste de la nageoire. Le segment antérieur s'unit directement par sa base à la ceinture thoracique et ressemble sous ce rapport au rayon antérieur de la nageoire abdominale. Il constitue le rudiment du *mesopterygium* et du *propterygium* de Gegenbaur. Il porte à son extrémité quatre rayons, dont l'antérieur est peu distinct. Les autres rayons partent du bord de la plaque qui est en continuité avec le métaptérygium.

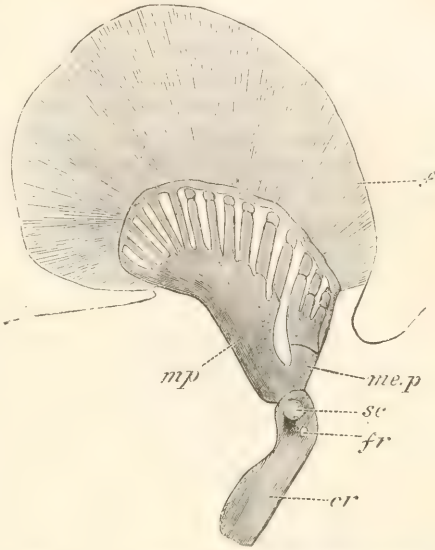


Fig. 363. — Nageoire pectorale d'un embryon de *Scyllium stellare* (*).

Les changements qui surviennent ultérieurement dans les cartilages du membre sont sans importance, et se comprennent facilement à l'inspection de la figure 364, qui représente le membre d'un embryon presque complètement développé. L'extrémité antérieure du cartilage basilaire antérieur se sépare comme proptérygium, qui porte un seul rayon, tandis que le reste du cartilage constitue le mésoptérygium. Tous les autres rayons, divisés maintenant en un nombre considérable d'articles, sont portés par le métaptérygium.

Le mode de développement de la nageoire pectorale prouve, comme l'avait supposé Mivart, que le métaptérygium est l'homologue du cartilage basilaire de la nageoire abdominale.

Du mode de développement des nageoires chez le *Scyllium*, on peut tirer des conclusions opposées aux vues émises récemment par Huxley et Gegenbaur sur la structure de la nageoire. Suivant ces deux auteurs, le type primitif de nageoire s'est le mieux conservé chez le *Ceratodus*, et se compose d'un axe central à segments multiples, portant de chaque côté de nombreux rayons. Gegenbaur fait dériver la nageoire pectorale des Élasmobranches d'une forme qu'il appelle l'*archipterygium* et qui se composait, presque exactement comme celle du *Ceratodus*, d'un axe médian et de deux rangées de rayons ; mais il admet qu'il y avait, outre les rayons fixés à l'axe médian et qui existent seuls chez le *Ceratodus*, d'autres rayons directement articulés sur la ceinture thoracique. Suivant lui, la plupart des rayons latéraux du bord

(*) *mp*, métaptérygium (basiptérygium du stade précédent). — *me.p*, rudiment du futur pro- et mesoptérygium. — *sc*, apophyse scapulaire sectionnée. — *cr*, apophyse coracoïde. — *fr*, perforation. — *f*, fibres cornées.

postérieur (médian ou interne, d'après sa manière de voir sur la position du membre) de la nageoire des Élasmobranches ont avorté, et l'axe central est représenté par le métaptérygium, tandis que le pro- et le mésoptérygium ainsi que leurs rayons dérivent, pense-t-il, de ces rayons de l'archiptérygium qui s'articulaient à l'origine directement avec la ceinture thoracique.

L'opinion de Gegenbaur me paraît absolument contredite par les phénomènes du développement de la nageoire pectorale chez le *Scyllium*, moins parce que dans cette forme la nageoire pectorale doit nécessairement être considérée comme primitive, que pour cette raison, que la partie que Gegenbaur regarde comme l'axe de la nageoire bisériée a été reconnue en constituer en réalité la base; et ce n'est que chez l'adulte que l'on peut supposer qu'une seconde série de rayons latéraux a pu exister sur le bord postérieur du métaptérygium. Si les vues de Gegenbaur étaient exactes, nous pourrions espérer trouver chez l'embryon, s'il en existe quelque part, des traces de la seconde série de rayons latéraux ; mais, comme il est facile de le voir en examinant les figures 359 et 361, le fait est que cette seconde série de rayons latéraux n'aurait pu exister dans un type de nageoire tel que celui que nous trouvons chez l'embryon (1). En même temps que cette hypothèse de Gegenbaur, tombe également, ce me semble, la théorie établie par cet anatomiste, d'après laquelle les membres sont des arcs branchiaux modifiés. En effet, cette théorie, qui fait dériver les membres des arcs branchiaux, ne saurait être admise, attendu qu'il est difficile de voir comment un membre disposé sur le type de membre embryonnaire d'Élasmobranche a pu dériver d'un arc viscéral garni de ses rayons branchiaux (2).

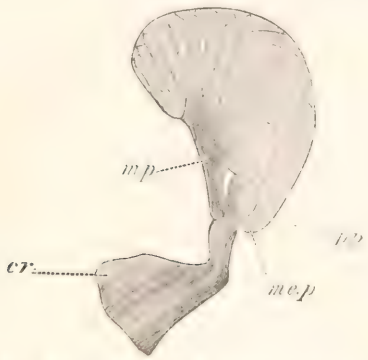


Fig. 361. — Squelette de la nageoire pectorale et d'une partie de la ceinture thoracique d'un embryon de *Scyllium stellare* presque arrivé à maturité (*).

L'hypothèse plus ancienne de Gegenbaur, que la nageoire des Élasmobranches représente un type unisérié primitif, me paraît plus rapprochée de la vérité que sa nouvelle manière de voir sur ce sujet, bien que, selon moi, le fait fondamental qui résulte du développement de ces parties chez le *Scyllium*, consiste en ce que le bord postérieur de la nageoire d'Élasmobranche

(1) Si, ce dont je doute très fort, Gegenbaur a raison en considérant certains rayons que l'on rencontre dans quelques nageoires pectorales d'Élasmobranches comme des rudiments d'une seconde rangée de rayons insérés sur le bord postérieur du métaptérygium, ces rayons devront être regardés comme des formations en voie de développement et non comme les derniers vestiges d'une nageoire bisériée.

(2) Wiedersheim a présenté, comme résultant de ses recherches sur le *Protopterus*, quelques arguments intéressants en faveur de la théorie de Gegenbaur. L'insertion qu'il décrit des branches externes sur la ceinture thoracique est sans aucun doute très remarquable ; mais je présume que les observations que nous possédons sur la vascularisation de ces branches fourniraient la preuve que cette insertion est secondaire.

* *m.p.* métaptérygium. — *m.e.p.* mesoptérygium. — *pp.* propterygium. — *cr.* apophyse coracoïde.

adulte représente la ligne basilaire primitive, c'est-à-dire la ligne d'insertion de la nageoire sur le côté du corps.

Selon Huxley, le mésoptérygium est la pièce proximale du squelette axial du membre de *Ceratodus*, et il fait dériver la nageoire d'Élasmobranche de celle de *Ceratodus*, par le raccourcissement de son axe et la coalescence de quelques-uns de ses éléments. Le caractère secondaire du mésoptérygium, et son absence totale chez l'embryon de *Scyllium*, me paraissent des arguments aussi décisifs contre la manière de voir d'Huxley, que les caractères de la nageoire embryonnaire le sont contre celle de Gegenbaur; et je croirais bien plus volontiers que la nageoire de *Ceratodus* est dérivée d'une nageoire semblable à celle des Élasmobranches, en passant par une série de degrés analogues à ceux qui, d'après la supposition d'Huxley, ont conduit à la nageoire de ces derniers, mais qui succéderaient dans un ordre exactement inverse.

Quant au développement de la nageoire pectorale des Téléostéens, nous possedons sur ce sujet quelques observations de 'Swirski (n° 488) ; malheureusement elles ne jettent pas beaucoup de lumière sur la nature du membre.

D'après 'Swirski, le squelette du membre, chez le Brochet, se compose d'une plaque cartilagineuse en continuité avec la ceinture thoracique, et qui ne tarde pas à se diviser en une partie proximale et une distale. La première se divise plus tard en cinq rayons basilaires, et la seconde en douze segments dont le nombre diminue dans la suite.

Ces recherches semblent indiquer que le basiptérygium des Élasmobranches n'est pas représenté chez les Téléostéens, puisque les rayons de la nageoire ne se sont pas unis en une tige basilaire continue; mais les observations sont encore trop incomplètes pour qu'on puisse en tirer avec quelque certitude une semblable conclusion.

Le chiroptérygium.

Les observations sur le premier développement des membres pentadactyles des Vertébrés supérieurs sont relativement très restreintes.

Les membres naissent sur les côtés du corps comme de simples excroissances formées à la fois d'épiblaste et de mésoblaste. Ce sont, au moins chez les Amniotes, des portions saillantes d'un bourrelet longitudinal particulier désigné sous le nom de bourrelet de Wolff. Dans ce groupe, ils portent aussi à leur extrémité une épaisse calotte d'épiblaste, que l'on peut comparer au repli épiblastique situé au sommet de la nageoire des Élasmobranches.

Les deux membres ont d'abord une position exactement semblable et se dirigent en arrière parallèlement à la surface du corps.

Chez les Urodèles (Götte), les bords cubital et péronéal sont primitivement dorsaux, et les bords radial et tibial ventraux ; chez les Mammifères cependant, d'après Kölliker, les bords radial et tibial sont au début tournés en avant.

On ne connaît pas encore pleinement les changements exacts de position que subissent les membres dans le cours de leur développe-

ment. Pour s'adapter au mode de vie terrestre, les torsions des deux membres ont lieu dans des sens de plus en plus opposés, juqu'à ce que, chez les Mammifères, les articulations correspondantes de chacun d'eux aient une direction exactement inverse.

Dans le mésoblaste des membres se forme un blastème continu, qui est le premier indice du squelette de ces appendices. Les éléments correspondants des deux membres, c'est-à-dire l'humérus et le fémur, le radius et le tibia, le cubitus et le péroné, les os du carpe et ceux du tarse, les métacarpiens et les métatarsiens, enfin les doigts, se différencient au milieu de ce blastème, par transformation en cartilage de segments définis, qui peuvent être tout à fait distincts ou se trouver unis au début. Ces éléments cartilagineux s'ossifient dans la suite.

Le développement ultérieur de ces parties, plus particulièrement du carpe et du tarse, a fait le sujet de nombreuses recherches qui ont conduit à d'importants résultats relativement à l'homologie des divers os du carpe et du tarse dans tout le groupe des Vertébrés : mais ce sujet est trop spécial pour être traité ici. Le premier développement, comprenant la formation successive de chacune des parties et le degré de continuité qui existe primitivement entre elles, n'a été, d'un autre côté, que peu étudié. Récemment cependant, deux anatomistes, Götte (n° 482) et Strasser (n° 487), ont observé le développement des membres chez les Urodèles en dirigeant leur attention sur ce point ; et bien que les résultats qu'ils ont obtenus ne concordent pas sur tous les points, ils offrent un intérêt considérable, tout particulièrement à raison des conséquences qui en résultent relativement à la dérivation du membre pentadactyle, de la nageoire de poisson. Mais tant que de nouvelles recherches de même nature n'auront pas été dirigées sur d'autres types, les conclusions à tirer des observations de Götte et de Strasser doivent être considérées comme provisoires, l'interprétation exacte des divers processus ontogéniques étant très incertaine.

Les genres *Triton* et *Salamandra* sont ceux sur lesquels ont porté les recherches. Nous rappellerons au lecteur que la main des Urodèles a quatre doigts et le pied cinq ; le cinquième doigt manque à la main (1). Chez le Triton, la rangée proximale des os du carpe se compose (d'après la nomenclature de Gegenbaur) d'un radial, d'un intermédiaire et d'un cubital, qui sont unis en partie. La rangée distale est formée de quatre carpiens, dont souvent le premier ne porte pas le premier métacarpien, tandis que le second s'articule en même temps avec le premier et le second métacarpien. Dans le pied, la rangée proximale des os tarsiens est composée d'un tibial, d'un intermédiaire et d'un péronéal. Quatre tarsiens forment la rangée distale ; fréquemment, comme dans la main, le premier ne s'articule pas avec le premier métatarsien ; le second supporte les premier et second métatarsiens, et le quatrième, les quatrième et cinquième métatarsiens.

La marche du développement est presque la même pour la main et pour le pied. Le fait le plus remarquable est l'ordre dans lequel se forment succes-

1 Ceci me paraît résulter clairement des observations de Götte et de Strasser.

sivement les doigts. Les deux antérieurs (qui répondent respectivement aux bords radial et tibial) se forment d'abord; puis, l'un après l'autre, le troisième, le quatrième et le cinquième.

En ce qui concerne le développement proprement dit du squelette, Strasser, dont les observations ont été faites à l'aide de coupes, est arrivé aux résultats suivants.

L'humérus avec le radius et le cubitus, ainsi que les éléments correspondants du membre postérieur, sont les parties qui se différencient les premières dans la plaque continue de tissu dont dérive le squelette du membre. Un peu plus tard, un centre cartilagineux se montre à la base du premier et du second doigt (qui ont déjà apparu sous la forme de saillies à l'extrémité du membre), à la place qu'occupera le second carpien définitif de la rangée distale des os du carpe, et le processus de chondrification s'étend de ce centre dans les doigts et le reste du carpe. Ainsi se constitue une plaque carpienne cartilagineuse ininterrompue, qui est en continuité d'une part avec le cartilage des deux métacarpiens, de l'autre avec le radius et le cubitus.

On peut remarquer dans le cartilage du carpe deux tiges particulières, dont l'une, située au bord radial, est très avancée dans son développement et en continuité avec le radius, et dont l'autre, plus en retard, située sur le bord cubital, se continue à la fois avec le cubitus et le radius. Ces deux derniers au contraire ne sont pas unis à l'humérus.

Pendant la période suivante du développement, le troisième et le quatrième doigt, et au pied le cinquième doigt également, naissent peu à peu et successivement comme des bourgeons, du bord cubital de la plaque carpienne continue. Cette plaque se sépare elle-même du radius et du cubitus et se subdivise en les os du carpe.

La tige radiale primitive se divise en trois éléments : un proximal, le radial; un élément moyen, le premier carpien, et un élément distal, le second carpien déjà mentionné. Le premier carpien se trouve ainsi placé entre le cartilage basilaire du deuxième doigt et le radial, *et semble par conséquent représenter une rangée moyenne primitive d'os carpiens, dont le central est également un autre représentant.*

Le central et l'intermédiaire sont les produits moyen et proximal de la segmentation de la tige cubitale du carpe primitif, tandis que le second carpien distal appartient en même temps à cette tige et à la tige radiale.

Le bord cubital ou péronéal du carpe ou du tarse se divise en un élément proximal — le cubital ou le péronéal — le cubital restant uni en partie avec l'intermédiaire. De la plaque carpienne naissent aussi deux carpiens qui s'articulent avec les troisième et quatrième doigts, tandis que dans le pied, les éléments correspondants s'articulent, l'un avec le troisième doigt, l'autre avec le quatrième et le cinquième.

Götte, qui a suivi dans ses observations une méthode un peu différente de celle de Strasser, est en désaccord avec ce dernier sur plusieurs points. Il trouve que le squelette primitif du membre se compose d'un segment basilaire, l'humérus, qui se continue en un rayon radial et un rayon cubital, et ceux-ci se prolongent respectivement en les deux premiers doigts. Les deux rayons se confondent ensuite à la base des doigts pour former le carpe, et la division du membre en bras, avant-bras et main, se trouve ainsi réalisée.

Le cubitus, qui se prolonge à l'origine en le second doigt, s'en sépare dans la suite et se continue par le troisième. Sur le bord de la partie du carpe qui relie le cubitus au troisième doigt, naît ensuite le quatrième comme un bourgeon, et sur la partie correspondante du pied se développent le quatrième et le cinquième doigt. Chacune des trois colonnes qui sont respectivement en rapport avec le premier, le second et le troisième doigt, se divise en trois os carpiens placés l'un à la suite de l'autre ; de sorte que, d'après Götte, le squelette de la main ou du pied est constitué par trois rangées d'os carpiens, une proximale, une moyenne et une distale, renfermant chacune en puissance trois éléments. La rangée proximale est formée par le radial, l'intermédiaire et le cubital ; la moyenne, par le premier carpien, le central et le quatrième carpien, et la rangée distale, par le deuxième (qui se compose, selon Götte, de deux éléments fusionnés) et le troisième carpien.

Comment le chiroptérygium dérive de l'ichthyoptérygium. — Tous les anatomistes sont d'accord sur ce point, que les membres des Vertébrés supérieurs dérivent de ceux des Poissons ; mais l'abîme qui sépare ces deux types de membres est tellement profond, que les opinions les plus diverses peuvent se produire sur le mode de développement du chiroptérygium. Les spéculations les plus importantes sur ce sujet sont dues à Gegenbaur et à Huxley.

Gegenbaur croit que le chiropterygium dérive d'un membre unisérié de poisson, et qu'il se compose d'une tige primitive sur l'un des bords (le bord cubital) de laquelle se fixent une série de rayons latéraux ; tandis que, d'après Huxley, le chiroptérygium dérive d'un membre bisérié de poisson par « l'allongement du squelette axial, coïncidant avec l'éloignement de ses éléments périphériques de la ceinture thoracique, et par la réduction du nombre des rayons ».

Aucune de ces théories n'est basée sur l'ontologie, et les seuls faits ontogéniques que nous possédions sur cette question sont ceux que nous avons rapportés plus haut sur le développement des membres des Urodèles.

Sans soutenir que ces faits puissent en aucune façon être considérés comme concluants, ils me paraissent cependant témoigner en faveur de l'hypothèse que le chiroptérygium dérive d'un type unisérié de nageoire. L'humérus ou le fémur représenterait les pièces basiptérygiennes (metaptérygium), qui se seraient dirigées en dehors au lieu de conserver à la base de la nageoire leur direction originelle parallèle au grand axe du corps. On doit supposer que les rayons antérieurs (les plus rapprochés de l'axe du corps) de la nageoire ainsi que le pro- et le mésoptérygium ont avorté, tandis que le radius ou le cubitus et le tibia ou le péroné sont les deux rayons postérieurs de la nageoire (dont chacun représente probablement, comme le pro- et le mésoptérygium, plusieurs rayons fusionnés) qui supportent à leur extrémité distale des rayons plus nombreux, dont proviennent les rangées d'os carpiens et tarsiens.

Cette manière d'envisager le chiroptérygium correspond sous certains rapports à celle qui a été émise par Götte comme résultant de ses recherches sur le développement des membres d'Urodèles, bien qu'à d'autres égards elle en soit très différente. Un obstacle à cette manière de voir est le fait qu'elle suppose que le bord radial du membre correspond au bord métaptérygien de la nageoire de poisson. Les difficultés qui en résultent ont été nettement indi-

quées par Huxley ; mais le fait, que dans leur position primitive, les membres des Urodèles ont le radius ventral et le cubitus dorsal, montre que ces difficultés ne sont pas insurmontables. Il est facile, en effet, de se figurer comment le bord radial de la nageoire a pu passer, par un mouvement de rotation angulaire, de sa position primitive chez les Élasmobranches à la position verticale qu'il occupe chez l'embryon des Urodèles, et ensuite, par un mouvement de rotation autour de l'axe du membre, de cette position à celle qu'il présente chez les Urodèles adultes et dans toutes les formes supérieures.

477 M. v. Davidoff. Beitrage z. vergleich. Anat. d. hinteren Gliedmaassen d. Fische. I (*Morphol. Jahrbuch*, V. 1879).

478) C. Gegenbaur. *Untersuchungen z. vergleich. Anat. d. Wirbelthiere.* Leipzig, 1864-5. Erstes Heft. Carpus u. Tarsus. Zweites Heft. Brustflosse d. Fische

479) C. Gegenbaur. Ueb. d. Skelet d. Gliedmaassen d. Wirbelthiere im Allgemeinen u. d. Hintergliedmaassen d. Selachier insbesondere (*Jenaische Zeitschrift*, V. 1870).

480 C. Gegenbaur. Ueb. d Archipterygium (*Jenaische Zeitschrift*, VII. 1873).

481) C. Gegenbaur. Zur Morphologie d. Gliedmaassen d. Wirbelthiere *Morphologisches Jahrbuch*, II. 1876).

(482) A. Götte. *Ueb. Entwick. u. Regeneration d. Gliedmaassenskelets d. Molche.* Leipzig, 1879.

(483) T. H. Huxley. On Ceratodus Forsteri, with some observations on the classification of Fishes (*Proc. Zool. Soc.* 1876).

484) George Mivart. On the Fins of Elasmobranchii (*Zoological Trans.*, X.

(485 A. Rosenberg. Ueb. d Entwick. d. Extremitäten-Skelets bei einigen durch Reduction ihrer Gliedmaassen charakterisirten Wirbelthiere (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIII. 1873).

(486) E. Rosenberg. Ueb. d. Entwick. d. Wirbelsäule u. d. centrale carpi d. Menschen (*Morphologisches Jahrbuch*, I. 1875).

(487) H. Strasser. Zur Entwick. d. Extremitätenknorpel bei Salamandern u. Tritonen (*Morphologisches Jahrbuch*, V. 1879).

488) St. G. Swirski. *Untersuch. üb. d. Entwick. d. Schultergürtels u. d. Skelets d. Brustflosse d. Hechts.* Inaug. Diss. Dorpat, 1880.

489 J. K. Thacker Median and paired fins. A contribution to the history of the Vertebrate limbs (*Trans. of the Connecticut Acad.*, III. 1877).

(490) J. K. Thacker. Ventral fins of Ganoids (*Trans. of the Connecticut Acad.*, IV. 1877).

CHAPITRE XXI.

CAVITÉ GÉNÉRALE. SYSTÈME VASCULAIRE ET GLANDES VASCULAIRES.

Cavité générale.

Il n'y a pas de cavité générale distincte de la cavité digestive chez les Cœlentérés; mais chez les autres Invertébrés, la première peut: 1° consister en un vaste espace qui sépare la paroi de l'intestin de celle du corps; ou 2° se présenter sous la forme plus ou moins réduite de nombreux espaces séreux; ou 3° n'être représentée que par des canaux irréguliers disposés entre les cellules de tissu musculaire et conjonctif qui occupent l'intérieur du corps. Quelle qu'en soit la forme, la cavité générale est sans doute constamment remplie par un fluide, qui peut contenir des éléments cellulaires particuliers. Une cavité générale bien développée peut exister en même temps qu'un système d'espaces séreux indépendants, comme chez les Vertébrés et les Échinodermes, la portion périhémale de la cavité générale chez les derniers, représentant probablement le système d'espaces séreux.

Dans plusieurs des types pourvus d'une cavité générale bien développée, il a été établi que chez l'embryon, cette cavité tire son origine d'une paire de diverticules entériques, et les cavités qui résultent de la formation de ces diverticules peuvent demeurer séparées, tandis que les portions adjacentes de leurs parois se fusionnent et forment un mésentère dorsal et un mésentère ventral.

On peut considérer comme certain que quelques groupes, les Trachéates par exemple, pourvus d'une cavité générale imparfaite, descendent d'ancêtres chez lesquels cette cavité était bien développée; mais on ne peut encore décider jusqu'à quel point ce fait est général, et pour de plus amples renseignements sur ce sujet, le lecteur est renvoyé aux pages 330-333 et à la bibliographie qui s'y rapporte.

Chez les Chétopodes et les Trachéates, la cavité générale apparaît comme une série de chambres paires dans les somites mésoblastiques (fig. 365). L'extension de ces chambres sur le côté inférieur du corps est d'abord très restreinte; mais dans la suite elles se prolongent du côté dorsal et du côté ventral, jusqu'à ce que chaque cavité forme un

demi-cercle entourant l'intestin. Du côté dorsal, les parois qui séparent les deux cavités de chaque paire persistent ordinairement et forment le mésentère dorsal, tandis que du côté opposé elles se résorbent le

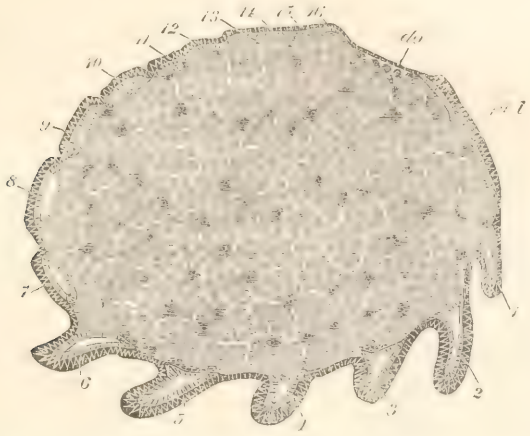


Fig. 365. — Coupe longitudinale d'un embryon d'*Agelena labyrinthica* *.

plus souvent. Les cloisons transversales qui séparent les chambres successives de la cavité générale sont d'ordinaire perforées à divers degrés.

Chordata — Chez les Chordata, la cavité générale primitive dérive directement d'une paire de diverticules du tube digestif (Céphalochorda (fig. 3), ou d'une paire de cavités qui se développent dans les plaques mésoblastiques des deux côtés du corps (fig. 25).

Comme nous l'avons déjà dit (p. 275-281), les parois des parties dorsales de la cavité générale primitive se séparent bientôt de celles des parties ventrales; elles se segmentent et constituent les plaques musculaires, en même temps que la cavité qu'elles contiennent s'oblitère : elles seront traitées dans un chapitre particulier. La partie ventrale seulement de la cavité primitive forme la cavité générale définitive.

Chez les Vertébrés inférieurs, la cavité générale primitive se prolonge d'abord en avant dans la région céphalique; mais lors de la formation des fentes viscérales, la portion céphalique de cette cavité se divise en une série de compartiments distincts. Dans la suite, ces segments de la cavité générale s'oblitèrent, et comme leurs parois se transforment en muscles, peut-être est-il permis de les considérer comme correspon-

* Cette coupe est inclinée un peu en dehors de la ligne médiane de façon à montrer les relations des somites mésoblastiques avec les membres. Dans l'intérieur on voit les segments vitellins avec leurs noyaux. — 1-16, segments. — *pcl*, lobe céphalique. — *dcl*, tégument dorsal.

dant aux segments dorsaux de la cavité générale dans le tronc; nous les décrirons donc en même temps que le système musculaire.

Par suite de son mode de développement, la cavité générale est d'abord divisée dans le tronc en deux moitiés latérales. La portion du mésoblaste qui la tapisse prend bientôt les caractères d'une couche épithéliale particulière, l'épithélium péritonéal, dont la partie qui limite la paroi externe forme la lame somatique, et celle qui limite la paroi interne, la lame splanchnique. Entre les deux lames splanchniques se trouve l'intestin. Bientôt les deux moitiés de la cavité générale se réunissent du côté ventral dans la région de l'intestin définitif; la cloison qui les sépare se résorbe, et les lames splanchniques d'épithélium de chaque côté s'unissent sur le bord ventral de l'intestin, les lames somatiques sur la ligne médiane ventrale de la paroi du corps (fig. 366).

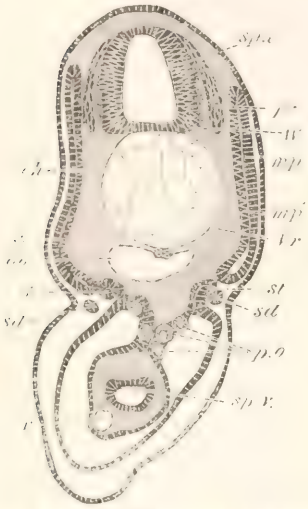


Fig. 366. — Coupe du tronc d'un embryon de *Squalus* un peu plus jeune que celui de la figure 34 I [illegible].

Chez les Vertébrés inférieurs, la cavité générale s'étend originellement jusque dans la région postanale du tronc; mais elle s'y atrophie ordinairement de bonne heure, souvent avant la fusion de ses deux moitiés.

Les deux moitiés de la cavité générale ne se réunissent jamais sur le côté dorsal de l'intestin; mais à la fin, les lames épithéliales splanchniques des deux côtés forment, avec une mince couche de mésoblaste interposé, une membrane délicate désignée sous le nom de mésentère, par laquelle l'intestin se trouve suspendu à la paroi dorsale du corps (fig. 127 et 366). L'épithélium qui tapisse la région dorsale de la cavité générale est ordinairement plus columnaire que partout ailleurs (fig. 366), et ses cellules forment en partie un revêtement aux organes de la génération et en partie donnent naissance aux cellules germinatives primitives. Cette portion de l'épithélium est souvent désignée sous le nom d'épithélium germinatif.

L'épithélium qui tapisse la plus grande partie de la cavité générale s'unit intimement, chez l'adulte, à une couche de tissu conjonctif sous-jacente, avec laquelle il constitue une membrane particulière de revêtement pour la cavité générale, la *membrane péritonéale*.

[illegible] canal neural. — W, substance blanche de la moelle épinière. — [illegible] racines nerveuses [illegible]. — *ch*, notochorde. — *x*, tige subnotochordale. — *ao*, aorte. — *p*, plaque musculaire. — *mp*, [illegible] interne de la plaque musculaire déjà transformée en muscles. — *Ir*, rudiment des [illegible] intestinaux. — *st*, tube segmentaire. — *sd*, canal segmentaire. — *sp.v.*, valvule spirale. [illegible] substance. — *p.o.*, cellules germinatives primitives.

Pores abdominaux. — Chez les Cyclostomes, le plus grand nombre des Elasmobranches, les Ganoïdes, un petit nombre de Téléostéens, les Dipnoïques, et quelques Sauropsidiens (les Chéloniens et les Crocodiliens), la cavité générale communique avec l'extérieur par une paire de pores appelés *pores abdominaux*, dont les orifices externes sont ordinairement situés dans le cloaque (1).

Peu de recherches ont été jusqu'ici dirigées sur l'ontogénie de ces pores. Ils se forment, chez la Lamproie, comme deux orifices qui conduisent de la cavité générale dans le segment excréteur du cloaque primitif. D'après les observations de Scott (n° 87), ce segment semblerait dériver d'une partie de la région cloacale hypoblastique du tube digestif.

Dans tous les autres cas, ils prennent naissance dans une région qui semble appartenir à la région épiblastique du cloaque, et mes propres observations sur les Elasmobranches permettent de conclure avec certitude que c'est bien là qu'ils naissent dans ce groupe. Ils apparaissent : 1° comme des perforations, soit au sommet de prolongements papilliformes de la cavité générale, soit au fond de fossettes cloacales dirigées de l'extérieur vers cette cavité, ou 2° comme de simples orifices en forme de fentes.

Eu égard à la différence dans le développement entre les pores abdominaux de la plupart des types et ceux des Cyclostomes, il est douteux que ces deux genres de pores soient rigoureusement homologues.

Ils servent, chez les Cyclostomes, à la sortie des produits de la génération ; ils remplissent également cette fonction dans quelques-uns des Téléostéens peu nombreux chez lesquels on les rencontre, et d'après Gegenbaur et Bridge, il est probable que, primitivement, avant que les conduits de Müller se fussent développés, la sortie des produits de la génération s'effectuait par ces pores. J'ai émis ailleurs l'hypothèse que les pores abdominaux sont peut-être des restes des orifices de tubes segmentaires ; il ne semble pas cependant qu'il y ait en faveur de cette vue aucun fait précis, et il est plus probable qu'ils ont pris naissance comme de simples perforations de la paroi du corps.

Cavité péricardique, cavités pleurales, et diaphragme. — Chez tous les Vertébrés, le cœur est d'abord situé dans la cavité générale (fig. 368 A) ; mais la partie de cette cavité qui le renferme se sépare ensuite en formant une cavité particulière, la *cavité péricardique*. Toutefois, chez les Elasmobranches, l'Esturgeon, etc., il reste une communication entre cette cavité et la cavité générale, et chez la Lamproie, la séparation des deux cavités ne survient pas pendant le stade ammocète.

Chez les Elasmobranches, la cavité péricardique se constitue de la manière suivante, comme un espace particulier situé en avant de la cavité générale. Lorsque se développent les deux canaux de Cuvier, qui se dirigent transversalement du sinus veineux aux veines cardinales, il se forme, pour les soutenir, une cloison horizontale que l'on voit sur le côté droit de la figure 367. Cette cloison s'étend de la paroi splanchnique à la paroi somatique de la cavité générale, et, à son niveau, elle

(1) Le lecteur trouvera une description complète de ces formations dans T. W. Bridge : *Pori abdominales of Vertebrata* (Journal of Anat. and Physiol., vol. XIV, 1879).

divise cette cavité (fig. 367) : 1° en un segment dorsal composé de deux moitiés, droite et gauche, et qui constitue la cavité générale proprement dite (*pp*) ; 2° en un segment ventral, la cavité péricardique (*pc*). La cloison a d'abord une étendue longitudinale très faible ; de sorte qu'en avant comme en arrière de cette cloison (fig. 367, à gauche), le segment dorsal et le segment ventral de la cavité générale communiquent librement. Mais elle ne tarde pas à s'étendre davantage ; elle quitte alors sa direction horizontale et se dirige obliquement en haut et en avant jusqu'à ce qu'elle rencontre la paroi dorsale du corps. Toute communication en avant se trouve ainsi de bonne heure interceptée entre la cavité générale et la cavité péricardique ; mais en arrière les deux cavités s'ouvrent encore librement l'une dans l'autre.

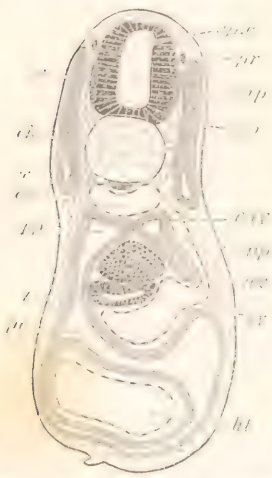


Fig. [illegible] Coupe [illegible] d'un embryon de Squalus [illegible] plus jeune que celui représenté dans la figure 34 F (*).

La partie antérieure de la cavité générale étendue au-dessus de la cavité péricardique se rétrécit peu à peu et s'oblitère entièrement longtemps avant la fin de la vie embryonnaire, de sorte que, chez les Elasmobranches adultes, il ne reste aucune portion de la cavité générale au-dessus de la cavité péricardique. La cloison qui sépare la cavité générale de la cavité péricardique se prolonge en arrière jusqu'à ce qu'elle rencontre la paroi ventrale du corps, au point où le foie se fixe par son mésentère ventral (ligament falciforme). La cavité péricardique s'isole ainsi complètement de la cavité générale, excepté, semble-t-il, au niveau des étroites communications que l'on rencontre chez l'adulte. Mais l'origine de ces dernières n'a pas encore été observée d'une manière satisfaisante.

La cloison tendue entre la cavité péricardique et la cavité générale se fixe au foie du côté dorsal. Dirigée d'abord presque horizontalement, elle prend peu à peu une position plus verticale, et, par suite de l'oblitération de la partie antérieure primitive de la cavité générale, elle paraît alors former la limite antérieure de cette cavité. La description précédente du mode de formation de la cavité péricardique et l'interprétation qui a été donnée de ses rapports avec la cavité générale s'appliquent probablement à tous les Poissons.

[illegible]

Les premiers changements qui surviennent dans les types supérieurs sont exactement les mêmes que ceux que l'on observe chez les Elasmobranches. Le cœur est d'abord contenu dans la cavité générale et fixé à la paroi ventrale de l'intestin par un mésocarde (fig. 368 A). Ensuite se développe une cloison horizontale dans laquelle se trouvent les canaux de Cuvier, et qui, sur une faible étendue, divise la cavité

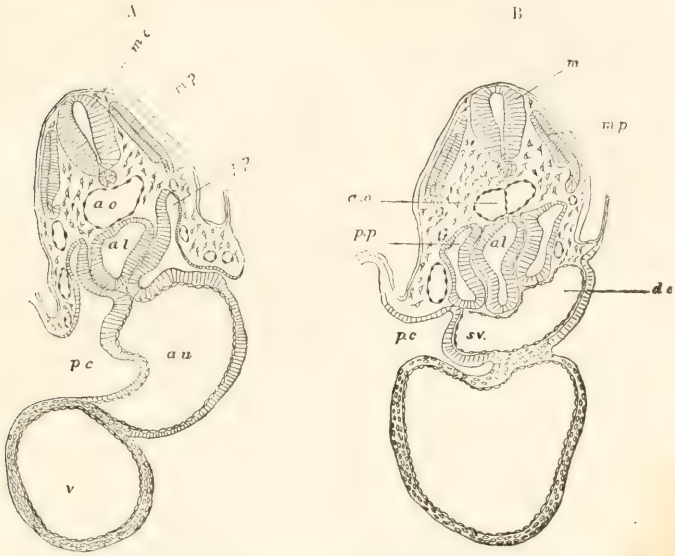


Fig. 368. — Coupes transversales d'un embryon de Poulet pourvu de vingt et un somites mésoblastiques, pour montrer la formation de la cavité péricardique. A est la coupe antérieure (*).

générale en un segment dorsal (*pp*) et un segment ventral (*pc*) (fig. 368 B). Chez les Oiseaux et les Mammifères, et probablement aussi chez les Reptiles, les parties ventrale et dorsale de la cavité générale communiquent d'abord librement entre elles, aussi bien en avant qu'en arrière de cette cloison. C'est ce que mettent en évidence, pour le Poulet, les figures 368 A et B, qui représentent des coupes du même embryon, A étant prise un peu en avant de B. Bientôt la cloison se prolonge en avant, de manière à séparer complètement, dans cette région, la cavité péricardique en dessous, de la cavité générale en dessus. A cette période, la première s'étend beaucoup plus en avant que la seconde.

Puisque, d'après son mode d'origine, la cloison horizontale se fixe nécessairement sur le côté ventral de l'intestin, la portion dorsale de la cavité générale primitive se divise en deux moitiés par une cloison

(*) *pp*, cavité générale. — *pc*, cavité péricardique. — *al*, cavité intestinale. — *au*, oreillette. — *v*, ventricule. — *sv*, sinus veineux, — *dc*, canal de Cuvier. — *ao*, aorte. — *mp*, plaque musculaire. — *mc*, moelle épinière.

verticale médiane, formée par l'intestin et son mésentère (fig. 368 B). En arrière, la cloison horizontale s'étend en se dirigeant un peu en bas le long de la face inférieure du foie (fig. 369) jusqu'à ce qu'elle rencontre la paroi abdominale du corps au point d'insertion du ligament falciforme, et sépare ainsi complètement la cavité péricardique de la cavité générale. Il résulte évidemment de cette description que la cloison horizontale forme la paroi dorsale de la cavité péricardique (1).

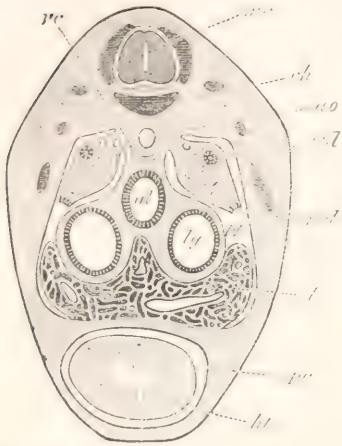


Fig. 369. — Coupe transversale au niveau de la région cardiaque d'un embryon de *Lacerta muralis* de 9 millimètres de longueur, pour montrer le mode de formation de la cavité péricardique (*).

Avec la séparation complète de la cavité péricardique de la cavité générale, se termine la première période du développement de ces parties, et les rapports de ces deux cavités entre elles sont exactement les mêmes que ceux que l'on observe chez les embryons d'Elasmobranches. Les changements ultérieurs sont cependant très dissemblables. Tandis que, chez les Poissons, les portions droite et gauche de le cavité générale situées au-dessus de la cavité péricardique ne tardent pas à s'atrophier, elles éprouvent, chez les types plus élevés, un agrandissement rapide en rapport avec la situation relativement reculée du cœur, et renferment ensuite les poumons, qui naissent bientôt du pharynx sous la forme de bourgeons.

Les diverticules qui forment les poumons se développent dans le mésoblaste splanchnique, en avant de la cavité générale ; mais à mesure qu'ils s'accroissent, ils s'étendent dans les deux compartiments antérieurs de cette cavité, où chacun d'eux est fixé par son mésentère à celui de l'intestin (fig. 369 *lg*). Bientôt, en outre, ils se prolongent au-delà de la région du péricarde dans la partie postérieure indivise de la cavité générale. Ceci s'applique non seulement aux embryons d'Amphibiens et de Sauropsidiens, mais aussi à ceux de Mammifères.

Pour comprendre les transformations ultérieures de la cavité péri-

(1) Kölliker appelle cette cloison le mésocarde latéral (n° 298, p. 295, trad. franç., p. 307), et de la description qu'il en donne, il semble résulter que chez les Mammifères elle est achevée en arrière même avant la formation du foie. Je n'ai pu jusqu'ici déterminer par mes propres observations l'époque exacte à laquelle elle est constituée ; mais je doute qu'elle soit aussi précoce que le suppose Kölliker.

(*) *Lacerta muralis*. — *pc*, cavité péricardique. — *al*, tube digestif. — *lg*, poumon. — *l*, foie. — *pp*, cavité pleuro-péritonéale. — *md*, extrémité ouverte du canal de Muller. — *wd*, canal de Wolff. — *vc*, veine cave inférieure. — *ao*, aorte. — *ch*, notochorde. — *mc*, moelle épinière.

cardique, il importe de se rappeler ses relations avec les parties adjacentes. A cette période, elle est située tout entière au-dessous des deux prolongements antérieurs de la cavité générale qui renferment les poumons (fig. 369). Sa paroi dorsale est fixée à l'intestin, et se continue avec le mésentère intestinal qui se porte vers la paroi abdominale dorsale et qui, en anatomie humaine, constitue le médiastin postérieur.

Les changements qui surviennent ensuite consistent essentiellement dans l'agrandissement des segments de la cavité générale situés au-dessus de la cavité péricardique. Cet agrandissement est dû en partie à l'allongement du médiastin postérieur, mais plus encore à ce fait,

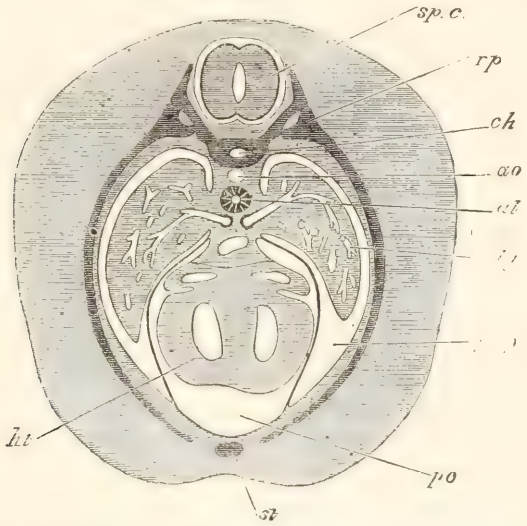


Fig. 370. — Coupe transversale d'un embryon avancé de Lapin, pour montrer l'enveloppement de la cavité péricardique par les cavités pleurales (*).

que les deux divisions de la cavité générale qui renferment les poumons se prolongent, du côté ventral, autour de la cavité péricardique. La figure 370, prise sur un embryon de Lapin, montre ce processus. Les deux segments dorsaux de la cavité générale (*pl.p*) s'étendent à la fin de manière à envelopper complètement la cavité péricardique (*pc*), en restant cependant en dessous séparées l'une de l'autre par une lame qui s'étend de la paroi ventrale de la cavité péricardique à la paroi du corps et qui, en anatomie humaine, forme le médiastin antérieur.

A la suite de ces modifications, la cavité péricardique s'est transformée en un sac clos, entouré de chaque côté par les deux parties

(*) *ht*, cœur. — *pc*, cavité péricardique. — *pl.p*, cavité pleurale. — *lg*, poumon. — *al*, tube digestif. — *ao*, aorte dorsale. — *ch*, notochorde. — *rp*, côtes. — *st*, sternum. — *sp.c*, moelle épinière.

latérales de la cavité générale, qui lui étaient primitivement superposées. Ces deux segments, qui, chez les Amphibiens et les Sauropsidiens, continuent de communiquer librement en arrière avec la cavité péritonéale indivise, peuvent, puisqu'ils contiennent les poumons, recevoir le nom de *cavités pleurales*.

Un nouveau changement se produit chez les Mammifères et consiste en ce que, par suite de la formation en travers de la cavité générale d'une cloison verticale appelée *diaphragme*, les cavités pleurales, qui renferment les poumons, s'isolent du reste de la cavité générale ou cavité péritonéale. Comme on le voit par leur développement, les plèvres ou sacs pleuraux sont simplement les revêtements péritonéaux des segments antérieurs de la cavité générale, que le diaphragme sépare du reste de cette cavité.

Le mode exact de formation du diaphragme est incomplètement connu, la description qu'en a récemment donnée Cadiat (n° 491) n'étant pas, à mon avis, entièrement satisfaisante.

(491) M. Cadiat. Du développement de la partie céphalothoracique de l'embryon, de la formation du diaphragme, des pleures, du péricarde, du pharynx et de l'œsophage (*Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, XIV. 1878).

Système vasculaire.

Les observations approfondies sur l'origine du système vasculaire, en comprenant aussi sous cette dénomination le système lymphatique, sont fort rares. Il est probable, surtout d'après des raisons *à priori*, que les systèmes vasculaire et lymphatique résultent de la transformation en canaux définis d'espaces mal délimités situés primitivement dans le tissu conjonctif général. Il est absolument certain que chez beaucoup de types, des systèmes de vaisseaux se constituent d'une manière indépendante ; et on peut mentionner comme un exemple très frappant de cette sorte, le développement, chez certains Copépodes parasites, d'un système fermé de vaisseaux renfermant un sang rouge dépourvu de corpuscules (E. van Beneden, Heider), et qu'on ne rencontre chez aucun autre Crustacé. Dans quelques cas, certaines parties du système vasculaire semblent résulter d'une canalisation de cellules.

Le système vasculaire sanguin peut être clos ou communiquer avec la cavité générale. Dans les cas où la cavité générale primitive s'atrophie ou se divise en partie en chambres séparées (Insectes, Mollusques, Discophores, etc.), elle communique d'ordinaire librement avec le système vasculaire ; mais dans ces cas, la communication est sans nul doute secondaire. En résumé, il paraît probable que dans la plupart des cas, le système vasculaire se constitue d'une manière indépendante de la cavité générale, au moins chez les types où cette cavité

est bien développée. Ainsi que les frères Herwig l'ont signalé, un système vasculaire fait constamment défaut là où le tissu conjonctif n'offre pas un développement considérable.

Relativement à l'ontogénie des canaux vasculaires, il reste beaucoup à établir, aussi bien chez les Vertébrés que chez les Invertébrés.

Les petits vaisseaux naissent souvent par canalisation de cellules. Ce processus a été étudié d'une manière satisfaisante par Lankester sur la Sangsue (1), et on peut facilement l'observer sur le blastoderme du Poulet, ou dans l'épiploon d'un Lapin nouvellement né (Schäfer, Ranvier). Dans chacun de ces cas, les vaisseaux dérivent d'un réseau de cellules, dont le protoplasme superficiel et une partie des noyaux servent à constituer les parois, tandis que les corpuscules sanguins dérivent soit de masses nucléées qui se trouvent libres dans l'intérieur des vaisseaux (Poulet), soit de corpuscules qui se différencient directement dans l'axe des cellules (Mammifères).

Les gros vaisseaux semblent provenir de cordons cellulaires pleins, dont les cellules centrales se transforment en corpuscules sanguins, pendant que les cellules périphériques deviennent les parois vasculaires. Ce mode de formation a été observé par moi sur le cœur de l'Araignée, et par divers observateurs chez d'autres Invertébrés. Chez les Vertébrés, un mode plus ou moins semblable de formation paraît s'appliquer aux gros vaisseaux ; mais sur ce sujet, de nouvelles recherches sont nécessaires. D'après Götte, les gros vaisseaux naissent, chez la Grenouille, sous la forme de lacunes longitudinales, et leurs parois dérivent des cellules indifférentes limitant ces lacunes, qui s'aplatissent et s'unissent en une couche continue.

La première formation de vaisseaux a lieu, chez les Vertébrés, dans le mésoblaste splanchnique ; mais cette particularité semble due à ce fait, que la circulation est d'abord principalement limitée à la région de l'aire vitelline que recouvre cette partie du mésoblaste.

Cœur.

Le cœur se forme essentiellement comme une cavité tubuleuse dans le mésoblaste splanchnique, au côté ventral du pharynx, immédiatement en arrière de la région des fentes viscérales. Les parois de cette cavité sont composées de deux couches, une couche externe plus épaisse qui n'a au début que la forme d'une moitié de tube, incomplète qu'elle est du côté dorsal, et une lame interne formée de cellules délicates aplaties. Cette dernière constitue le revêtement épithélioïde du cœur, et la cavité qu'elle limite est la cavité cardiaque proprement dite, La couche externe donne naissance à la paroi musculaire et au revêtement péritonéal du cœur. Bien qu'elle n'ait en premier lieu que la forme d'une moitié de tube (fig. 371), elle se replie bientôt en dedans du côté dorsal, de manière à former pour le cœur une paroi

(1) *Connective and vasifactive tissues of the Leech* (*Quart. J. of Microsc. Science*, vol. XX, 1880).

musculaire complète. Après s'être ainsi rejoints pour compléter le tube du cœur, ses deux bords restent d'abord en continuité avec le mésoblaste splanchnique entourant le pharynx, et constituent un mésentère provisoire, le mésocarde, qui fixe le cœur à la paroi ventrale du pharynx. La zone superficielle de la paroi du cœur se différencie en le revêtement péritonéal. Le tube épithélioïde interne fait son apparition à l'époque où le mésoblaste splanchnique commence à se séparer de l'hypoblaste pour former la cavité générale du cœur. Pendant ce processus (fig. 372), une couche de mésoblaste reste appliquée sur l'hypoblaste, mais elle est rattachée à la masse mésoblastique principale par des prolongements protoplasmiques. Une seconde couche, reliée à la première par ces prolongements, se sépare ensuite du mésoblaste splanchnique. Ces deux couches forment ensemble le revêtement épithélioïde du cœur; l'espace compris entre elles est la cavité cardiaque, d'où disparaissent bientôt les trabécules protoplasmiques qui la traversent au début. On peut donc dire que la cavité du cœur prend naissance par la formation d'une excavation dans le mésoblaste splanchnique, et elle ressemble par son mode d'origine à celle des autres gros troncs vasculaires.

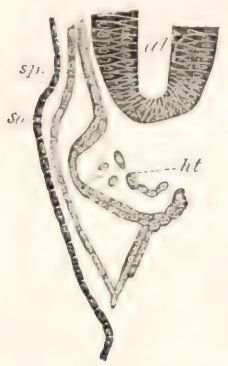


Fig. 371. — Coupe transversale du cœur en voie de développement d'un embryon d'Élasmobranche (*Pristiurus*) (*).

La description qui précède ne s'applique qu'au développement du cœur des types chez lesquels il se constitue *après* que le pharynx s'est transformé en tube clos (Élasmobranches, Amphibiens, Cyclostomes, Ganoïdes ?). Dans un certain nombre d'autres cas, dans lesquels le cœur prend naissance avant que cette transformation du pharynx soit accomplie, et dont le plus remarquable se rapporte aux Mammifères (Hensen, Götte, Kölliker), le cœur naît sous la forme de deux tubes indépendants (fig. 373), qui se fusionnent dans la suite en une formation impaire.

Chez les Mammifères, les deux tubes dont se forme le cœur apparaissent sur les côtés des lames céphaliques, au niveau de la région des cerveaux moyen et postérieur (fig. 373). Ils naissent à l'époque où les replis latéraux qui formeront la paroi ventrale du pharynx ne font que devenir visibles. Chaque moitié du cœur naît de la même manière que le cœur tout entier chez les Elasmobranches, etc., et la couche de mésoblaste splanchnique qui constitue la paroi de chacune d'elles (*ahh*) a d'abord la forme d'une moitié de tube ouvert en dessous contre l'hypoblaste.

Au moment de la formation des replis latéraux des parois splanchniques,

(*) *tt*, tube digestif. — *sp*, mésoblaste splanchnique. — *so*, mésoblaste somatique. — *ht*, cœur.

les deux moitiés de cœur se portent en dedans et en bas, pour se rencontrer ensuite sur le côté ventral du pharynx. Elles n'y restent distinctes que peu de temps et se fusionnent bientôt en un tube unique.

Chez les Oiseaux, le cœur naît, comme chez les Mammifères, sous la forme de deux tubes, mais à une période où la formation du pharynx est beaucoup plus avancée que chez ces derniers. Le cœur apparaît immédiatement en arrière du point jusqu'auquel s'est constituée la paroi ventrale du pharynx, et il affecte d'abord la forme d'un V renversé (A). Au sommet du A, qui forme l'extrémité antérieure du cœur, les deux moitiés sont en contact (fig. 372), mais non fusionnées, tandis qu'en arrière elles divergent et se continuent par les veines vitellines. A mesure que le reploiement du pharynx en dedans

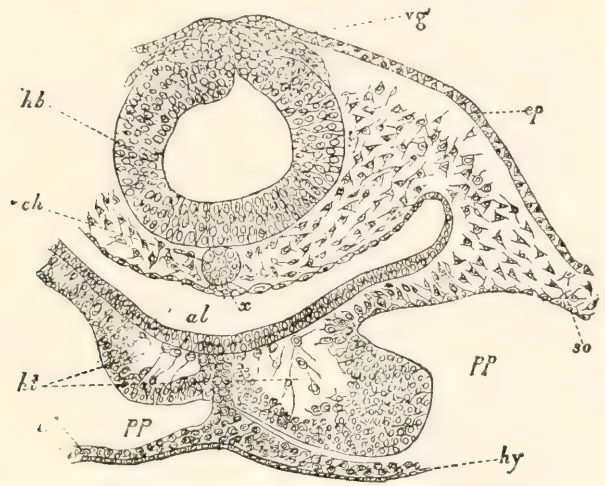


Fig. 372. — Coupe transversale de la partie postérieure de la tête d'un embryon de Poulet de trente heures (*).

s'étend du côté postérieur, les deux segments du cœur se mettent en rapport l'un avec l'autre et se fusionnent bientôt d'avant en arrière en une formation unique. La figure 374 A et B montre le cœur pendant ce processus. Les deux moitiés se sont fusionnées en avant (A) ; mais en arrière elles sont encore séparées par un large intervalle (B). Chez les Téléostéens, le cœur résulte, comme chez les Oiseaux et les Mammifères, de la coalescence de deux tubes, et il se développe avant la formation du pharynx.

Le fait que dans beaucoup de cas le cœur naît sous la forme d'un double tube, pourrait faire supposer que les ancêtres des Vertébrés, au lieu du cœur impair actuel, étaient pourvus d'un cœur composé de deux tubes.

(*) *hb*, cerveau postérieur. — *vg*, nerf vague. — *ep*, épiblaste. — *ch*, notochorde. — *x*, épaississement de l'hypoblaste (peut-être le rudiment de la tige subnotochordale). — *al*, pharynx. — *ht*, cœur. — *pp*, cavité générale. — *so*, mésoblaste somatique. — *sf*, mésoblaste splanchnique. — *hy*, hypoblaste.

Les considérations suivantes me semblent prouver que cette conclusion ne saurait être acceptée. Si le reploiement de la splanchnopleure en dedans, pour former le pharynx, était retardé par rapport à l'époque de formation du cœur, il s'ensuivrait évidemment une modification dans le développement de ce dernier organe, en ce que ses deux moitiés seraient de toute nécessité largement séparées au moment de leur formation, et ne se réuniraient que plus tard après le reploiement des parois du pharynx. Il est donc possible d'expliquer cette duplicité dans la formation du cœur, sans avoir recours à l'hypothèse précédente d'une forme ancestrale de Vertébrés pourvue de deux cœurs.

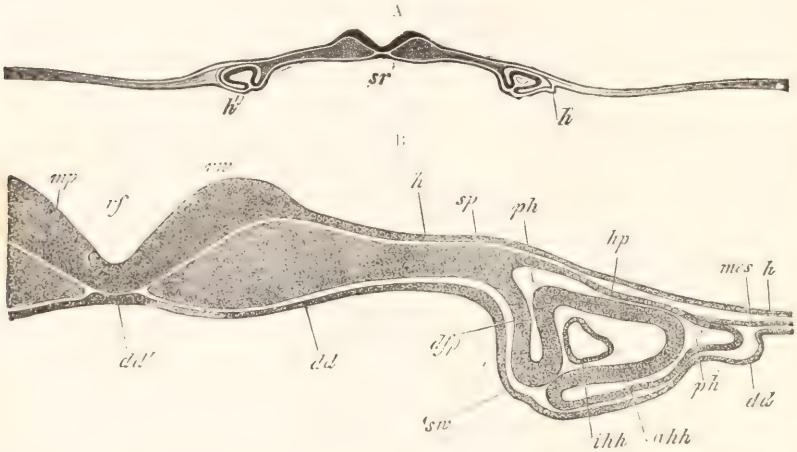


Fig. 373. — Coupe transversale de la tête d'un Lapin du même âge que celui représenté dans la figure 152 B (empruntée à Kölliker) (*).

Si cette interprétation est la vraie, le cœur ne se développerait sous la forme de deux tubes que lorsque sa formation précède celle du pharynx, et comme un tube unique, lorsqu'elle la suit. Puisque c'est ainsi que les choses se passent invariablement, on peut, sans crainte de se tromper, conclure *que la formation du cœur à l'état de deux cavités est un mode secondaire de développement, qui a été amené par des variations dans la période de fermeture de la paroi du pharynx.*

Le cœur naît en continuité avec le sinus veineux, qui, chez les Amniotes, se continue lui-même directement par les veines vitellines. Bien qu'au début il se termine en avant par une extrémité aveugle, il entre bientôt en connexion avec les arcs aortiques antérieurs.

(*) B est la partie centrale de A, plus grossie. — *rf*, gouttière médullaire. — *mp*, plaque médullaire. — *ew*, repli médullaire. — *h*, épiblaste. — *dd*, hypoblaste. — *dd'*, épaississement notochordal de l'hypoblaste. — *sp*, mésoblaste indivis. — *hp*, mésoblaste somatique. — *dfp*, mésoblaste splanchnique. — *ph*, région péricardique de la cavité générale. — *ahh*, paroi musculaire du cœur. — *ihh*, couche épithéliale du cœur. — *mes*, mésoblaste latéral indivis. — *sw*, repli de l'hypoblaste qui formera la paroi ventrale du pharynx. — *sr*, futur pharynx.

Continué en arrière et en avant comme nous venons de le dire, le cœur tubulaire simple s'accroît plus rapidement que la chambre qui le renferme, et bientôt il se replie sur lui-même de manière à prendre une courbure en S, dont la partie postérieure est située du côté dorsal, l'antérieure du côté ventral. Bientôt un étranglement se montre entre les portions dorsale et ventrale.

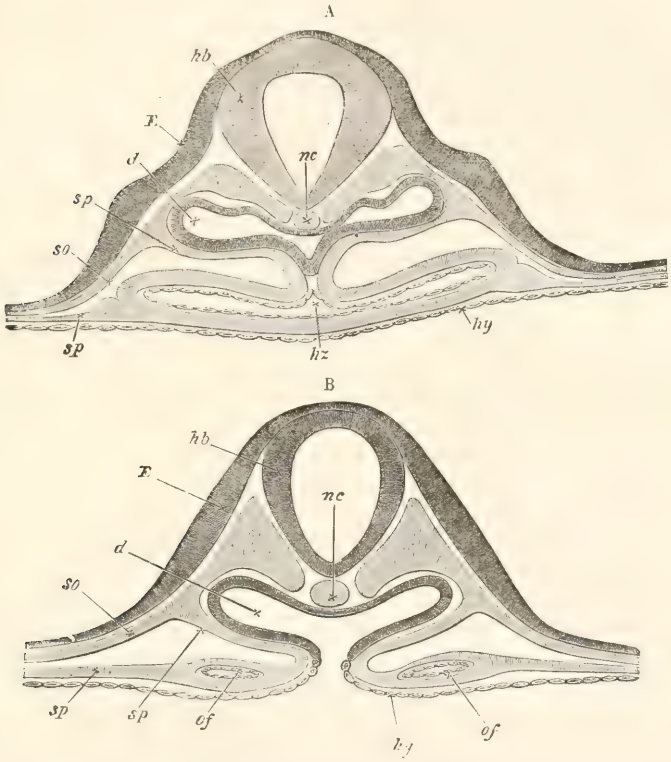


Fig. 374. — Coupes transversales schématiques passant par la région du cerveau postérieur d'un embryon de Poulet d'environ 36 heures, pour montrer la formation du cœur (*).

En arrière, la moitié dorsale se sépare en partie du sinus veineux et constitue la portion *auriculaire* du cœur, à parois relativement minces, tandis qu'après s'être différenciée, du côté antérieur, d'un segment qui se prolonge en avant jusqu'à l'origine des artères branchiales et que l'on peut appeler *truncus arteriosus* (tronc artériel), la moitié ventrale acquiert des parois musculaires spongieuses très épaisses et devient la portion *ventriculaire* du cœur.

Les transformations ultérieures qui surviennent dans le cœur n'ont que

(*) *hb*, cerveau postérieur. — *nc*, notochorde. — *E*, épiblaste. — *so*, somatopleure. — *sp*, splanchnopleure. — *d*, tube digestif. — *hy*, hypoblaste. — *hz*, cœur. — *of*, veines vitellines.

peu d'importance chez les Poissons. Une paire de valvules membraneuses simples se développent à l'orifice auriculo-ventriculaire, et de nouvelles modifications surviennent dans le tronc artériel. Cette partie se divise chez les Elasmobranches, les Ganoïdes et les Dipnoïques, en un segment postérieur, le *conus arteriosus* (cône artériel), pourvu d'un système de valvules disposées en rangées transversales, et d'un segment antérieur, le *bulbus arteriosus* (bulbe artériel), qui manque de valvules et conduit dans les artères branchiales. Chez la plupart des Téléostéens (excepté le *Butirinus* et quelques autres formes), le cône artériel a presque disparu, et la rangée antérieure de ses valvules est seule conservée ; mais le bulbe est très développé (1).

Comparé à celui des autres Poissons, le cœur des Dipnoïques est le siège d'importantes modifications, par suite du développement de véritables poumons. La chambre auriculaire aussi bien que la chambre ventriculaire peut se diviser imparfaitement en deux parties, en même temps qu'une cloison longitudinale incomplète, dépendant d'une rangée longitudinale de valvules, se développe dans le cône artériel (2).

Le cœur des Amphibiens ressemble sous beaucoup de rapports à celui des Dipnoïques. Sa courbure est plutôt en spirale qu'en S simple. Le tronc artériel est situé à gauche ; il se continue dans le ventricule, qui est situé du côté ventral et plus rapproché du côté droit, et qui se continue lui-même dans la division auriculaire placée du côté dorsal.

Après que le cœur a atteint le stade poisson, la division auriculaire (*Bombinator*) se prolonge à droite et à gauche en un appendice auriculaire ou auricule. Une cloison dirigée obliquement en arrière et à gauche descend ensuite de la voûte de la portion auriculaire du cœur et la divise en deux chambres, dont l'une, droite, reste en continuité avec le sinus veineux, tandis que celle de gauche est entièrement séparée du sinus, bien qu'elle ne tarde pas à se mettre en communication avec les veines pulmonaires qui se sont récemment constituées. Le tronc artériel (3) se divise en un *cône artériel* postérieur (*pylangium*) et un *bulbe* antérieur (*synangium*). Le premier est pourvu, à son extrémité ventriculaire, d'une rangée proximale de valvules, et à son extrémité antérieure, près du bulbe, d'une rangée distale. Il présente également une cloison longitudinale, qui est sans doute l'homologue de celle du cône artériel des Dipnoïques. Le bulbe est bien développé chez beaucoup d'Urodèles, mais il est à peine marqué chez les Anoures.

Chez les Amniotes, le cœur est le siège de transformations ultérieures qui ont pour résultat l'avortement des rangées distales de valvules du cône artériel (4) et la division du tronc artériel tout entier en trois

(1) Voyez Gegenbaur, *Zur vergleich. Anat. des Herzens*, *Jenaische Zeitschrift*, V. II. 1866, et pour des observations importantes récentes, J.-E. V. Boas, *Ueber Herz u. Arterienbogen bei Ceratoden u. Protopterus*, et *Ueber d. conus arter. bei Butirinus*, etc. (*Morphol. Jahrb.*, vol. VI, 1880).

(2) Boas admet que la cloison longitudinale résulte de la coalescence d'une rangée de valvules longitudinales ; mais cette opinion est opposée aux données de Lankester dans son mémoire : *On the hearts of Caratodus, Protopterus and Chimæra*, etc. (*Zool. Trans.*, vol. X, 1879).

(3) On trouvera une bonne description du cœur adulte par Huxley, à l'article « *Amphibia* » de l'*Encyclopedia Britannica*.

(4) Il est possible que le contraire soit vrai (voyez la note de la page 588). Mais si,

vaisseaux chez les Reptiles, deux chez les Oiseaux et les Mammifères, dont chacun s'ouvre dans le ventricule du cœur et est muni à son origine d'un système particulier de valvules. De plus, chez les Oiseaux et Mammifères, le ventricule se divise d'une manière complète en deux chambres, qui communiquent chacune avec une des divisions du tronc primitif, que l'on désigne, chez les types supérieurs, sous les noms d'aorte et d'artère pulmonaire. On comprendra mieux les phénomènes du développement du cœur chez les Amniotes en en donnant une description chez le Poulet.

Chez les Oiseaux, le cœur primitivement droit (fig. 117), se recourbe bientôt sur lui-même : la portion ventriculaire se place en dessous et à droite, l'auriculaire en dessus et à gauche. Ces deux divisions sont séparées l'une de l'autre par un léger étranglement, le *canalis auricularis* (canal auriculaire). La cavité ventriculaire se continue en avant avec le tronc artériel, tandis que la portion auriculaire ou veineuse du cœur se continue de même en arrière avec le sinus veineux. De très bonne heure les auricules naissent de l'oreillette. La figure 375 montre l'aspect général du cœur vu par sa face inférieure au quatrième jour de l'incubation. Bien qu'extérieurement les divisions du cœur soient nettement indiquées même avant ce stade, ce n'est cependant qu'à la fin du troisième jour que les cloisons internes deviennent manifestes, et contrairement à ce qu'on aurait pu prévoir d'après le développement de ces parties chez les types inférieurs, la cloison ventriculaire se constitue la première.

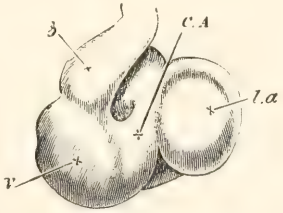


Fig. 375. — Cœur de Poulet au quatrième jour de l'incubation vu par sa face inférieure (*).

Elle apparaît au troisième jour comme une crête ou repli en forme de croissant, qui naît de la paroi convexe ou ventrale de la portion ventriculaire arrondie du cœur, et qui, au quatrième jour, se porte rapidement à travers la cavité ventriculaire vers la paroi concave ou dorsale. Elle forme ainsi une cloison longitudinale incomplète, qui s'étend du canal auriculaire à l'origine du tronc artériel et qui divise le tube ventriculaire tordu sur lui-même en deux canaux un peu recourbés, l'un à gauche et en dessus, l'autre à droite et en dessous. Ces deux canaux communiquent ensemble au-dessus du bord libre de la cloison, sur toute la longueur de ce bord.

Jusqu'ici le ventricule ne présente à l'extérieur aucun indice de division en deux parties.

Au cinquième jour, bien que l'extrémité veineuse du cœur soit encore située un peu à gauche et en dessus, elle s'avance autant en avant que l'extré-

ce qui est très probable, les données du texte sont exactes, les valvules situées à l'orifice du ventricule chez les Téléostéens ne sont pas homologues de celles des Amniotes, puisque les premières correspondent à la rangée distale des valvules du cône, les dernières à la rangée proximale.

(*) *l.a*, auricule gauche. — *C.A*, canal auriculaire. — *v*, ventricule. — *b*, tronc artériel.

mité artérielle, de sorte que l'organe tout entier semble réfléchi sur lui-même. La cloison ventriculaire est complète.

La pointe du sommet des ventricules s'accuse de plus en plus. Dans la portion auriculaire se montre un repli longitudinal peu saillant, le rudiment de la cloison des oreillettes, tandis que dans le canal auriculaire, qui a maintenant atteint sa plus grande longueur, on voit également apparaître des formations valvulaires qui commencent à séparer la cavité des oreillettes de celle des ventricules.

Vers la cent sixième heure, on voit se développer dans le tronc artériel, sous la forme d'un repli longitudinal, une cloison qui, d'après Tonge (n° 195), a son point de départ à l'extrémité la plus éloignée du cœur. Elle naît de la paroi du tronc artériel entre la quatrième et la cinquième paire d'arcs aortiques et s'étend vers le bas de manière à diviser ce tronc en deux canaux, dont l'un conduit du cœur à la troisième et à la quatrième paire d'arcs, l'autre à la cinquième. Son trajet n'est pas rectiligne, mais spiral, de sorte que les deux canaux dans lesquels elle divise le tronc artériel s'enroulent en spirale l'un autour de l'autre.

Au moment où cette cloison commence à se former, l'orifice du tronc artériel dans les ventricules est étroit ou en forme de fente, afin sans doute de prévenir le reflux du sang dans le cœur. Mais bientôt après l'apparition de la cloison, les valvules semi-lunaires (Tonge, n° 195) se développent sur la paroi de cette partie du tronc artériel qui est comprise entre le bord libre de la cloison et la cavité des ventricules (1).

La paire ventrale et la paire dorsale de valvules apparaissent d'abord : la première sous la forme de deux petites saillies pleines, séparées l'une de l'autre par un sillon étroit ; la seconde, comme une simple crête, au milieu de laquelle est une saillie qui indique le point où elle se divisera plus tard en deux. Les valvules externes se développent en face l'une de l'autre à une période beaucoup plus avancée.

La cloison du tronc artériel continuant à descendre vers le cœur, finit par atteindre le niveau de ces valvules. L'une de ses branches passe entre les deux valvules ventrales ; l'autre s'unit à la saillie de la crête valvulaire dorsale. En même temps, par suite de l'accroissement de toutes les parties, les valvules semblent se rapprocher du cœur pour venir se placer juste au sommet des cavités ventriculaires. Le bord libre de la cloison du tronc artériel se fusionne alors avec la cloison des ventricules, et ainsi se complète la division du tronc artériel en deux canaux distincts, pourvus l'un et l'autre de trois valvules et qui communiquent chacun avec une moitié du cœur. La position de ces valvules ne s'écarte pas beaucoup de celle que l'on observe dans le cœur adulte.

La division du tronc artériel qui se rend à la cinquième paire d'arcs aortiques communique avec le ventricule droit, tandis que celle qui conduit à la

(1) S'il est exact, comme le prétend Tonge, que les valvules semi-lunaires se développent à une certaine distance de l'orifice du ventricule, il semble que la partie du tronc artériel comprise entre ces valvules et le ventricule pourrait être considérée comme le cône artériel embryonnaire, et que c'est la rangée distale des valvules du cône (et non la proximale, comme nous l'avons admis plus haut, p. 586) qui s'est conservée dans les types supérieurs.

troisième et à la quatrième paire d'arcs s'ouvre dans le ventricule gauche. La première devient l'artère pulmonaire, la seconde le commencement de l'aorte.

L'étranglement externe qui, en réalité, divise le tronc artériel en deux vaisseaux distincts, ne commence à se développer que lorsque la cloison s'est déjà portée assez loin en arrière vers le cœur.

Les valvules semi-lunaires ne prennent, dans l'ordre de leur apparition, la

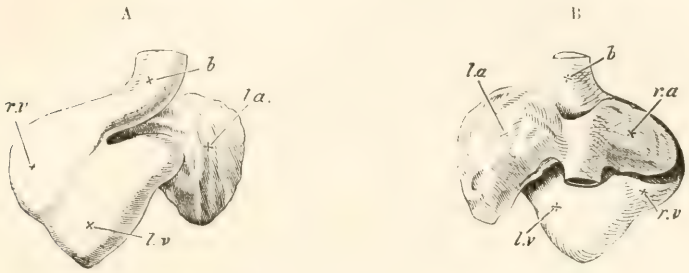


Fig. 376. — Cœur de Poulet au cinquième jour de l'incubation (*).

forme de goussets qu'à une période très éloignée de celle de leur première formation (de la cent quarante-septième à la cent soixante-cinquième heure).

A la fin du sixième jour, et même dès le cinquième (fig. 376 et 377), l'aspect du cœur lui-même, abstraction faite des vaisseaux qui en partent, diffère peu de celui du cœur adulte. La protubérance primitive tournée vers la droite forme maintenant la pointe des deux ventricules, et les deux auricules sont situées à l'extrémité antérieure du cœur. La différence la plus frappante (le cœur étant vu par sa face ventrale) consiste en ce que le tronc artériel ne présente encore extérieurement aucune trace de division.

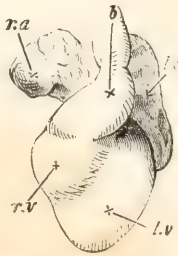


Fig. 377. — Cœur de Poulet au sixième jour de l'incubation, vu par sa face ventrale (**).

Les transformations que le cœur éprouve ultérieurement affectent sa structure intime plus que sa forme extérieure. En fait, pendant les trois jours suivants, c'est-à-dire pendant le huitième, le neuvième et le dixième jour, la forme extérieure du cœur se conserve presque sans altération.

Toutefois, dans la portion auriculaire, la cloison qui a commencé à se développer au cinquième jour devient plus apparente. Dressée verticalement, elle naît de la paroi ventrale en commençant au canal auriculaire, d'où elle s'avance vers l'orifice dans le sinus veineux.

Ce dernier s'atrophie graduellement, de manière à devenir un simple appendice de l'oreillette droite. La veine cave inférieure s'ouvre obliquement

(*) A, vu par sa face ventrale ; B, par sa face dorsale. — *l.a*, auricule gauche. — *r.a*, auricule droite. — *rv*, ventricule droit. — *l.v*, ventricule gauche. — *b*, tronc artériel.

(**) *l.a*, auricule gauche. — *r.a*, auricule droite. — *r.v*, ventricule droit. — *l.v*, ventricule gauche. — *b*, tronc artériel.

à droite dans le sinus, de sorte que le sang qu'elle charrie a une tendance à se diriger vers l'oreillette gauche, qui est alors la plus grande.

Les valvules placées entre les ventricules et les oreillettes sont maintenant bien développées, et c'est vers cette époque que la division du tronc artériel en aorte et artère pulmonaire devient visible de l'extérieur.

Du onzième au treizième jour, l'oreillette droite est devenue aussi grande que la gauche et la cloison interauriculaire beaucoup plus complète; elle présente encore cependant un orifice étroit, le *foramen ovale* (trou ovale, trou de Botal), par lequel les deux cavités communiquent l'une avec l'autre.

La particularité la plus importante par laquelle le développement du cœur des Reptiles diffère de celui des Oiseaux, est la division du tronc artériel en trois vaisseaux au lieu de deux. Ces trois vaisseaux restent enveloppés dans une gaîne commune et apparaissent à l'extérieur comme un tronc unique. Le vaisseau qui ne se trouve pas représenté chez les Oiseaux est celui qui se continue par l'arc aortique gauche.

Chez les Mammifères, les premiers stades du développement du cœur ne diffèrent en aucun point important de ceux que l'on observe chez les Oiseaux. Les cloisons se forment dans le tronc artériel, dans les cavités ventriculaire et auriculaire, autant du moins que ces faits nous sont connus, suivant le même mode et aux mêmes époques relatives dans les deux groupes. Dans l'embryon humain, dans celui de Lapin et d'autres Mammifères, la séparation des ventricules est rendue visible extérieurement par une scissure profonde, qui, tout en disparaissant dans ces formes, est permanente chez le Dugong.

L'insertion des valvules auriculo-ventriculaires sur la paroi du ventricule et l'insertion semblable des valvules auriculo-ventriculaires gauches chez les Oiseaux, ont été étudiées d'une manière spéciale par Gegenbaur et Bernays (n° 492) et méritent d'être remarquées. Dans leur état primitif, les parois ventriculaires offrent partout une structure spongieuse, et les valvules auriculo-ventriculaires sont de simples saillies membraneuses comme celles des Poissons. Bientôt cependant, le tissu musculaire spongieux des parois ventriculaire et auriculaire, qui passe d'abord de l'une à l'autre sans interruption, gagne la base des valvules, de sorte que celles-ci deviennent surtout des saillies musculaires des parois du cœur. A mesure que la paroi du ventricule s'épaissit, les trabécules musculaires, fixées aux valvules à l'une de leurs extrémités, se continuent par l'autre avec la paroi ventriculaire, et constituent ainsi des cordons particuliers étendus entre les deux. Les valvules, de leur côté, perdent leur attache musculaire aux parois de l'oreillette. Cet état est permanent chez l'Ornithorhynque. Chez les Mammifères supérieurs, les extrémités des cordons musculaires qui s'insèrent sur les valvules deviennent fibreuses, par suite du développement de tissu conjonctif intermusculaire et de l'atrophie des éléments musculaires. Les parties fibreuses constituent alors les *chordæ tendinæ* (cordes tendineuses), et les musculaires les *musculi papillares* (muscles papillaires).

Chez les Mammifères, le sinus veineux se fusionne complètement avec l'oreillette droite, et la partition du tronc artériel ne paraît pas être homologue à celle que l'on observe chez les Oiseaux.

Chez les embryons de tous les Crâniotes, le cœur est situé très en

avant dans la région céphalique, et il conserve cette position chez les Poissons. Il se porte plus en arrière chez les Amphibiens, et chez les Amniotes il vient d'abord se placer dans la région cervicale, pour, à la fin, passer complètement dans la cavité thoracique. Les degrés par lesquels passent ces changements de position peuvent se déduire des figures 117, 119 et 126.

(492) A. C. Bernays. Entwicklungsgeschichte d. Atrioventricularklappen (*Morphol. Jahrbuch*, II. 1876).

(493) E. Gasser. Ueber d. Entstehung d. Herzens beim Hühn (*Archiv f. mikr. Anat.*, XIV).

(494) A. Thomson. On the development of the vascular system of the fœtus of Vertebrated Animals (*Edinb. New Phil. Journal*, IX. 1830 et 1831).

(495) M. Tonge. Observations on the development of the semilunar valves of the aorta and pulmonary artery of the heart of the Chick (*Phil. Trans.*, CLIX. 1869).

Voyez aussi Von Baer (291), Rathke (300), Hensen (182), Kölliker (298), Götte (296), et Balfour (292).

Système artériel.

Chez les embryons des Vertébrés, le système artériel se compose d'un prolongement antérieur du tronc artériel appliqué sur la face ventrale du pharynx (fig. 378, *abr*, et 379, *a*), qui se divise de chaque côté, excepté dans un petit nombre de cas mentionnés ci-dessous, en autant de branches qu'il y a d'arcs viscéraux. Après avoir parcouru les arcs viscéraux, ces branches s'unissent de chaque côté en un tronc commun sur la face dorsale du pharynx. Ce tronc (fig. 378 et 379) envoie d'abord un (ou plusieurs) rameau à la tête (*c'* et *c*) ; il se recourbe ensuite en arrière et en dedans vers la ligne médiane, se place à côté de son congénère immédiatement au-dessous de la notochorde (fig. 26 et 124) et s'étend en arrière jusqu'à l'extrémité de la queue. Les deux troncs parallèles situés au-dessous de la notochorde se réunissent en de très bonne heure en un tronc unique, *l'aorte dorsale* (fig. 378, *ad*, et 379, *a'*). De chacun des troncs collecteurs des arcs viscéraux, ou du commencement de l'aorte dorsale, se détache une artère sous-clavière pour chacun des deux membres antérieurs ; près de l'extrémité antérieure de l'aorte dorsale naît, pour le sac vitellin, une artère vitelline (ou avant la réunion des aortes dorsales, une paire d'artères, fig. 133, R. *of.* A et L. *of.* A) qui devient plus tard

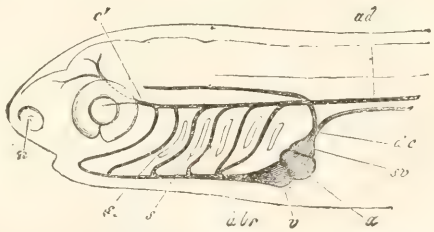


Fig. 378. — Vue diagrammatique de la tête d'un embryon de Téléostéen avec les troncs vasculaires primitifs (empruntée à Gegenbaur) (*).

(**) *a*, oreillette. — *v*, ventricule. — *abr*, artère branchiale. — *c'*, carotide. — *ad*, aorte dorsale. — *s*, fentes branchiales. — *sv*, sinus veineux. — *dc*, canal de Cuvier. — *n*, fossette nasale.

la principale artère viscérale (1); et au niveau des membres postérieurs, l'aorte dorsale envoie à ces derniers une (ou deux) artère de chaque côté, les artères iliaques, d'où naissent, chez les types supérieurs, les artères allantoïdiennes, qui persistent à l'état d'artères hypogastriques après la disparition de l'allantoïde.

La disposition primitive des troncs artériels se conserve, chez les Poissons, avec quelques modifications. En même temps que les branchies se développent, les vaisseaux se divisent, sur chaque arc, en deux parties réunies par un système capillaire contenu dans les replis branchiaux, c'est-à-dire, en artères branchiales qui apportent aux branchies le sang venant du tronc artériel, et en veines branchiales, qui transportent le sang dans l'aorte dorsale. Sur les arcs viscéraux qui ne portent pas de branchies, les vaisseaux branchiaux subissent une atrophie totale ou partielle. Ainsi, chez les Elasmobranches, le tronc mandibulaire, qui est parfaitement développé dans l'embryon (fig. 208, 1*ao*), s'atrophie, à l'exception d'un faible reste qui conduit à la branchie rudimentaire de l'évent du sang venant de la veine branchiale de l'arc hyoïdien. Chez les Ganoïdes, l'artère mandibulaire s'atrophie, mais l'hyoïdienne persiste ordinairement. Chez les Téléostéens, les artères mandibulaire (2) et hyoïdienne font défaut à l'état adulte, si ce n'est qu'il reste ordinairement de la seconde un rudiment qui fournit à la pseudobranchie, et qui est semblable au rudiment de l'artère mandibulaire des Elasmobranches. L'artère mandibulaire s'atrophie chez les Dipnoïques; mais l'hyoïdienne tantôt persiste (*Protoptérus*), tantôt disparaît.

Chez les Poissons pourvus d'une vessie natatoire bien développée, cet organe reçoit des artères qui parfois naissent de l'aorte dorsale, parfois des artères cœliaques, parfois encore de la portion dorsale du dernier (quatrième) arc branchial. Cette dernière origine se rencontre chez le Polyptère et l'*Amia*, et semble s'être transmise aux Dipnoïques, où la vessie natatoire constitue un véritable poumon.

L'artère pulmonaire de tous les Vertébrés à respiration aérienne dérive de l'artère pulmonaire des Dipnoïques.

Chez tous les types supérieurs aux Poissons, l'arrangement primitif des artères sur les arcs viscéraux éprouve des modifications considérables.

Chez les Amphibiens, la disposition que l'on observe chez les Poissons est à très peu près conservée (3). L'artère mandibulaire ne se développe jamais, et l'artère hyoïdienne est incomplète, puis-

(1) Chez les Mammifères, l'artère mésentérique supérieure naît de l'artère vitelline qu'on pourrait, par suite, considérer comme une artère cœliaco-mésentérique primitive.

(2) Suivant Götte, l'artère mandibulaire ne se développe jamais chez les Téléostéens; mais elle est nettement figurée dans Lereboullet (n° 71).

(3) Pour ce qui concerne les Amphibiens, j'ai suivi Götte (n° 296).

qu'elle n'est en connexion qu'avec les vaisseaux céphaliques et qu'elle ne s'unit jamais directement à l'aorte dorsale. En outre, elle se développe plus tard que les artères des arcs branchiaux proprement dits situés en arrière. Les artères sous-clavières naissent des troncs communs qui, en se réunissant, forment l'aorte dorsale.

Outre l'artère hyoïdienne, il se développe, chez les Urodèles, quatre artères branchiales, dont les trois antérieures fournissent d'abord aux branchies correspondantes, fonction qu'elles continuent à remplir pendant toute la vie chez les Pérennibranches. La quatrième artère ne fournit à aucune branchie, et de très bonne heure elle émet, comme chez les Dipnoïques, une branche pulmonaire.

Bientôt l'artère hyoïdienne émet en avant une artère linguale née de son extrémité ventrale, et se continue avant tout avec la carotide, qu'envoie également en avant la portion dorsale du premier vaisseau branchial.

Chez les Caducibranches, où les branchies s'atrophient, les transformations suivantes se produisent. Le reste de l'artère hyoïdienne se continue tout entier dans l'artère linguale. La première artère branchiale se poursuit surtout dans la carotide et autres vaisseaux céphaliques : mais le tronc qui s'unissait originellement à l'aorte dorsale laisse un reste étroit et grêle, que l'on désigne sous le nom de *ductus Botalli* (conduit de Botal). Sur son trajet est un réseau admirable, vestige de la branchie primitive.

La seconde et la troisième artère branchiale se continuent sous la forme de troncs simples dans l'aorte dorsale, tandis que le sang du quatrième arc se rend surtout aux poumons ; mais un étroit conduit de Botal unit encore cet arc à l'aorte dorsale.

Il existe dans l'embryon des Anoures le même nombre d'arcs artériels que chez les Urodèles, et les quatre artères branchiales fournissent à des branchies ; mais la disposition des deux troncs postérieurs n'est pas la même que chez les Urodèles. De très bonne heure, le troisième arc se continue en un vaisseau pulmonaire, en même temps qu'il s'unit au second arc par une branche relativement étroite, et le quatrième arc se réunit à la branche pulmonaire du troisième. Au moment de la métamorphose, l'artère hyoïdienne perd ses connexions avec la carotide, et la racine de l'artère linguale en est le seul reste qui persiste. La première artère branchiale ne se réunit plus à l'aorte dorsale et devient la racine de la carotide ; la glande dite carotidienne située sur son trajet, est le reste de la branchie à laquelle elle fournissait avant la métamorphose.

La seconde artère branchiale forme une racine de l'aorte dorsale. Comme chez tous les Amniotes, la troisième fournit maintenant aux poumons et émet en outre un rameau cutané. La quatrième disparait. Les connexions de l'artère pulmonaire avec la troisième et la quatrième

artère branchiale, chez l'embryon, me semblent indiquer avec évidence que cette artère dérivait primitivement du *quatrième arc* comme chez les Urodèles, et que ses rapports permanents avec le troisième, chez les Anoures et tous les Amniotes, sont secondaires.

Chez les Amniotes, les transformations qu'éprouvent les artères sont très semblables dans tous les cas. Cinq arcs artériels, savoir, le mandibulaire, l'hyoïdien et trois branchiaux, se développent constamment (fig. 379); mais par suite de l'absence de branchies, ils ne remplissent jamais les fonctions d'artères branchiales. Les parties principales des deux premiers arcs, qui réunissent le tronc artériel au tronc collecteur dans lequel se jettent les arcs artériels, disparaissent toujours, ordinairement avant que le développement des artères des arcs postérieurs soit achevé.

Fig. 379. — Disposition schématique des arcs artériels chez un embryon d'Amniote (empruntée à Gegenbaur, d'après Rathke*).

La partie antérieure du tronc collecteur auquel se rendent ces vaisseaux ne s'oblitère pas lorsque ceux-ci disparaissent; mais au contraire, elle se continue en avant en un vaisseau qui fournit à l'encéphale, et qui est l'homologue de celui que l'on rencontre chez les Poissons : ce vaisseau constitue la carotide interne. D'une manière semblable, la partie antérieure du tronc dont naissaient les artères mandibulaire et hyoïdienne se prolonge en avant sous la forme d'un petit vaisseau (1), qui se dirige d'abord vers la région orale et forme, chez les Reptiles, l'artère linguale, homologue de l'artère de même nom chez les Amphibiens; mais il acquiert beaucoup plus d'importance chez les Oiseaux et les Mammifères et prend alors le nom de carotide externe (fig. 133). A la suite de ces transformations, les racines des carotides interne et externe naissent respectivement des extrémités ventrale et dorsale de la troisième artère primitive, c'est-à-dire de l'artère qui suit le premier arc branchial (fig 380, *c* et *c'*); d'où il résulte que cet arc artériel *persiste chez tous les types*, où il constitue la carotide commune et la partie basilaire de la carotide interne. Le tronc qui réunit le troisième arc artériel au système de l'aorte dorsale persiste chez quelques Reptiles (Lacertiens, fig. 381 A) comme conduit de Botal, mais il disparaît dans le reste du groupe,

(1) His (n° 232) décrit chez l'homme deux prolongements ventraux du tronc artériel, dont l'un, qui naît de l'artère mandibulaire, forme l'artère maxillaire externe, et l'autre, qui provient de l'artère hyoïdienne, constitue l'artère linguale. Le vaisseau dont ils tirent leur origine est la carotide externe. Ces observations de His seront très probablement aussi confirmées pour les autres types.

*) *a*, aorte ventrale. — *a''*, aorte dorsale. — 1, 2, 3, 4, 5, arcs artériels. — *c*, carotide.

ainsi que chez les Oiseaux et les Mammifères (fig. 381 B, C, D). Sa disparition a lieu de très bonne heure chez les Mammifères (fig. 380 C); elle survient plus tard chez les Oiseaux (fig. 380 B), et plus tard encore dans la majorité des Reptiles.

Le quatrième arc continue toujours, comme chez les Anoures, à fournir les racines du système de l'aorte dorsale.

Il persiste des deux côtés chez tous les Reptiles (fig. 381 A et B); mais après la division du tronc artériel en trois vaisseaux, l'un de ceux-ci, celui qui s'ouvre le plus à gauche dans le ventricule (*e* et *d*), est en continuité avec le quatrième arc *droit*, ainsi qu'avec les artères carotides communes (*c*), tandis qu'un second, qui naît du côté droit du ventricule, se continue avec le quatrième arc *gauche* (*h* et *f*). Les

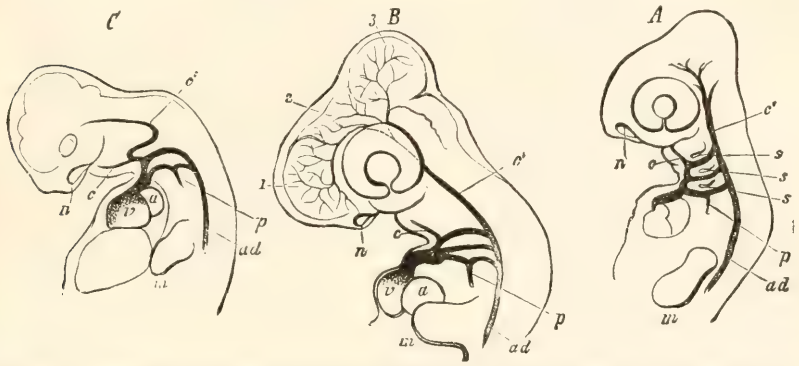


Fig. 380. — Développement des gros troncs artériels dans trois embryons : A, de Lézard ; B, de Poulet; C, de Porc (empruntée à Gegenbaur, d'après Rathke) (*).

divisions droite et gauche du quatrième arc se rencontrent toutefois au-dessus de l'œsophage pour constituer l'aorte dorsale (*g*).

Chez les Oiseaux (fig. 381 C), le quatrième arc *gauche* (*h*) perd ses connexions avec l'aorte dorsale, bien que sa portion ventrale persiste comme racine de l'artère sous-clavière gauche. En outre, le tronc artériel ne se divise qu'en deux parties, dont l'une se continue avec tout le système artériel général. Il arrive ainsi que, chez les Oiseaux, le quatrième arc droit (*e*) seulement donne naissance à l'aorte dorsale.

Chez les Mammifères (fig. 381 D), le tronc artériel ne se divise qu'en deux branches ; mais c'est le *quatrième arc aortique gauche* (*e*), et non le droit, qui est en continuité avec l'aorte dorsale, et ce dernier (*i*) se continue seulement dans l'artère vertébrale et l'artère sous-clavière droites.

(*) Les deux premiers arcs artériels ont disparu dans les trois embryons. Les trois derniers son encore complets en A et en B; mais en C, il n'y a que les deux derniers.

p, artère pulmonaire naissant du cinquième arc, mais encore en relation avec le système de l'aorte dorsale par un conduit de Botal. — *c*, carotide externe. — *c'*, carotide interne. — *ad*, aorte dorsale. — *a*, oreillette. — *v*, ventricule. — *n*, fossette nasale. — *m*, rudiment du membre antérieur.

Le cinquième arc fournit constamment l'artère pulmonaire (fig. 380, *p*) et se continue avec l'une des divisions du tronc artériel. Chez les Lacertiens (fig. 381 A, *i*), les Chéloniens et les Oiseaux (fig. 381 C, *i*), et probablement chez les Crocodiliens, les artères pulmonaires droite et gauche naissent respectivement des cinquièmes arcs droit

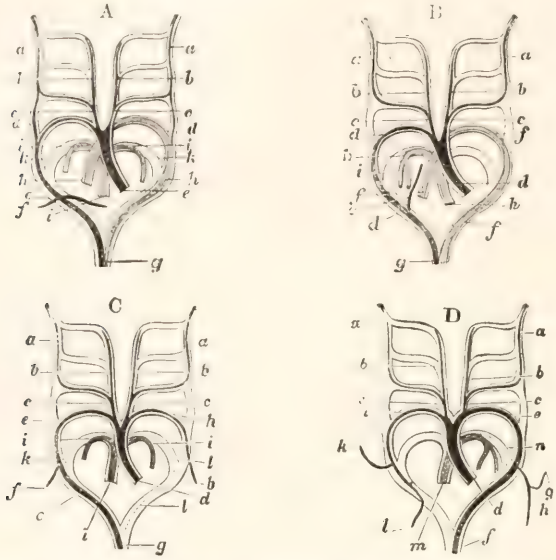


Fig. 381. — Diagrammes représentant les transformations des arcs artériels chez un Lézard A, un Serpent B, un Oiseau C et un Mammifère D (empruntée à Mivart, d'après Rathke) (*).

et gauche, et pendant la plus grande partie de la vie embryonnaire, le segment du cinquième arc compris, de chaque côté, entre l'origine de l'artère pulmonaire et le système de l'aorte dorsale, persiste comme conduit de Botal. Ces conduits persistent pendant toute la vie chez les Chéloniens. Chez les Ophidiens (fig. 381 B, *h*) et les Mammifères (fig 381 D, *m*), un seul des arcs de la cinquième paire

(*) A. *a*, carotide interne. — *b*, carotide externe. — *c*, carotide primitive. — *d*, conduit de Botal entre le troisième et le quatrième arc. — *e*, tronc aortique droit. — *f*, sous-clavière. — *g*, aorte dorsale. — *h*, tronc aortique gauche. — *i*, artère pulmonaire. — *k*, rudiment de conduit de Botal entre l'artère pulmonaire et le système de l'aorte dorsale.

B. *a*, carotide interne. — *b*, carotide externe. — *c*, carotide primitive. — *d*, racine aortique droite. — *e*, artère vertébrale. — *f*, racine gauche de l'aorte dorsale. — *h*, artère pulmonaire. — *i*, conduit de Botal de l'artère pulmonaire.

C. *a*, carotide interne. — *b*, carotide externe. — *c*, carotide primitive. — *d*, aorte. — *e*, quatrième arc du côté droit (racine de l'aorte dorsale). — *f*, sous-clavière droite. — *g*, aorte dorsale. — *h*, sous-clavière gauche (quatrième arc du côté gauche). — *i*, artère pulmonaire. — *k* et *l*, conduits de Botal droit et gauche des artères pulmonaires.

D. *a*, carotide interne. — *b*, carotide externe. — *c*, carotide primitive. — *d*, aorte. — *e*, quatrième arc artériel gauche (racine de l'aorte dorsale). — *f*, aorte dorsale. — *g*, artère vertébrale gauche. — *h*, artère sous-clavière gauche. — *i*, sous-clavière droite (quatrième arc artériel droit). — *k*, artère vertébrale droite. — *l*, prolongement de la sous-clavière droite. — *m*, artère pulmonaire. — *n*, conduit de Botal de cette artère.

donne naissance aux deux artères pulmonaires : c'est le droit chez les premiers, le gauche chez les derniers.

Le conduit de Botal du cinquième arc (désigné chez l'Homme sous le nom de canal artériel), du côté où naissent les artères pulmonaires, peut persister (chez l'Homme, par exemple) à l'état de cordon plein qui relie le tronc de l'artère pulmonaire commune à l'aorte.

Les principaux phénomènes du développement des arcs artériels chez les Amniotes ont été suffisamment traités, et le diagramme fig. 381, qui est copié de Rathke, montre d'un coup d'œil le caractère des transformations que subissent ces arcs chez les divers types. Il me reste simplement à ajouter quelques mots sous les artères sous-clavière et vertébrale.

Les artères sous-clavières naissent ordinairement, chez les Poissons, des troncs qui relient les veines branchiales à l'aorte dorsale. Cette origine, que l'on observe également chez les Amphibiens, est typique pour les embryons d'Amniotes. Elle persiste pendant toute la vie chez les Lacertiens, mais les deux sous-clavières naissent à droite. Chez la plupart des autres types, l'origine des sous-clavières est reportée plus en avant, de sorte que ces artères proviennent ordinairement d'un tronc qui leur est commun ainsi qu'aux carotides (artère innominée) (Oiseaux et quelques Mammifères) ; ou bien, comme chez l'homme et quelques autres Mammifères, la gauche naît de l'aorte immédiatement en avant des carotides. Diverses autres modifications de même nature se rencontrent, chez les Mammifères, dans l'origine des sous-clavières ; mais il n'est pas nécessaire d'y insister. L'origine des artères vertébrales offre d'ordinaire des connexions étroites avec celle des sous-clavières ; chez les Oiseaux, cependant, ces artères naissent des carotides primitives.

(496) H. Rathke. Ueb. d. Entwick. d. Arterien welche bei d. Säugethiere von d. Bogen d. Aorta ausgehen. Müller's *Archiv*, 1843.

(497) H. Rathke. Untersuchungen üb. d. Aortenwurzeln d. Saurier (*Denkschriften d. k. Akad. Wien*, XIII. 1857).

Voyez aussi His (No. 232) et les ouvrages généraux sur l'embryologie des Vertébrés.

Système veineux.

Tel qu'on l'observe chez les embryons de Poissons, le système veineux consiste, dans son premier état, en un gros tronc unique qui traverse le mésoblaste splanchnique entourant la partie du tube digestif située en arrière du cœur. Ce tronc se continue directement en avant avec le cœur, et il s'étend au-dessous du segment préanal aussi bien que du segment postanal du tube digestif. On le voit en coupe sur la figure 382, *v*, et on peut lui donner le nom de veine *sous-intestinale*. Cette veine a été observée chez les embryons de Téléostéens, de Ga-

noïdes, d'Élasmobranches et de Cyclostomes; elle marche parallèlement à l'aorte dorsale, qui est située au-dessus, et avec laquelle elle se continue parfois en arrière (Téléostéens, Ganoïdes, etc.).

Comme des coupes transversales permettent de le conclure (fig. 383, *v. cau*), la veine sous-intestinale se termine, chez les embryons d'Élasmobranches, un peu en avant de l'extrémité de la queue. La même série de coupes montre également qu'au niveau du cloaque, où l'intestin se dilate et arrive en contact avec les téguments, cette veine se divise en deux branches, qui se réunissent en un tronc unique en avant et en arrière du cloaque.

Chez la plupart des Poissons, la partie antérieure de cette veine s'atrophie, et il n'en reste que le segment caudal; mais le segment antérieur persiste dans le repli intestinal du *Petromyzon*, ainsi que dans la valvule spirale de quelques Élasmobranches. Chez l'*Amphioxus*, elle constitue, comme chez les embryons de types plus élevés, le tronc veineux principal, bien que même ici elle se divise ordinairement en deux ou trois vaisseaux parallèles.

Cette veine représente sans doute l'un des troncs longitudinaux primitifs des ancêtres vermiformes des Chordata. Le cœur et l'artère branchiale n'en sont qu'un prolongement antérieur modifié d'une manière spéciale. Le sinus dilaté de la veine porte de la Myxine en constitue probablement aussi une partie, et si ce sinus éprouve effectivement des contractions rythmiques (1), il résulterait de ce fait intéressant que cette propriété, qui est actuellement localisée dans le cœur, appartenait probablement autrefois à toute la longueur du vaisseau sous-intestinal.

Le développement des veines cardinales (qui est décrit ci-dessous) amène des changements considérables dans la veine sous-intestinale. Son segment postanal, qui reçoit chez l'adulte le nom de veine caudale, s'unit aux veines cardinales. Après que cette jonction s'est opérée, des phénomènes régressifs surviennent dans le segment préanal du vaisseau sous-intestinal primitif. Il se divise en avant en de nombreux petits vaisseaux, dont le plus important est une veine particulière située dans le repli de la valvule spirale et qui est plus apparente chez certains Élasmobranches que chez le *Scyllium*, où le développement en a surtout été étudié. La plus petite des deux branches qui le relient autour du cloaque à la veine caudale disparaît d'abord, puis la plus volumineuse, et il ne reste, comme prolongements antérieurs de cette veine, que les deux veines cardinales postérieures. La veine caudale se prolonge ensuite en avant, de manière qu'elle reçoit les veines cardinales à une faible distance en avant de l'extrémité postérieure des reins. A la suite de ces transformations et

(1) D'après J. Müller, ce sac n'a pas de contractions rythmiques.

de la disparition du segment postanal de l'intestin, la veine caudale prend l'aspect d'un vaisseau sus-intestinal et non, comme elle l'est en réalité, celui d'un *vaisseau sous-intestinal.*

De la veine sous-intestinale part une branche qui fournit au sac vitellin, et qui s'échappe de la veine tout près du foie. Après s'être développé, ce dernier organe enveloppe la veine sous-intestinale, et cette veine se résout alors dans le foie en un réseau capillaire qui, à cette période reçoit la principale, partie de son sang du sac vitellin.

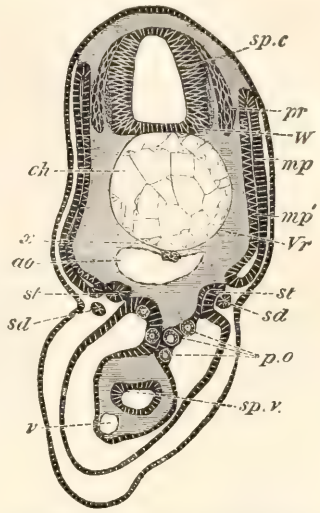


Fig. 382. — Coupe du tronc d'un embryon de *Scyllium* un peu plus jeune que celui représenté dans la figur 34 F (*).

Le système porte se trouve ainsi constitué par la veine sous- intestinale ; mais il s'y joint dans la suite, au fur et à mesure de leur développement successif, diverses veines viscérales et parfois des veines génitales.

Le sang apporté au foie est ramené vers le sinus veineux par les veines hépatiques, qui, de même que le système capillaire du foie, tirent leur origine du vaisseau sous-intestinal.

Au système porte s'ajoute, chez les Myxinoïdes et beaucoup de Téléostéens, un certain nombre de veines qui viennent des parois abdominales antérieures et qui représentent, à son début, la veine abdominale antérieure ou épigastrique des types supérieurs (1).

Chez les Vertébrés supérieurs, le vaisseau sous-intestinal primitif n'arrive jamais, même chez l'embryon, à son complet développement. Il est représenté : 1° par le canal veineux qui, de même que la veine sous-intestinale proprement dite, fournit (chez les Amniotes) les veines vitellines ; 2° par la veine caudale. Que l'atrophie partielle du vaisseau sous-intestinal ait été déterminée primitivement par le développement des veines cardinales, ou par quelque autre cause, toujours est-il que chez tous les Poissons actuellement vivants, les veines cardinales forment les principaux canaux veineux du tronc.

Le fait qu'elles se constituent postérieurement au vaisseau sous-intestinal, aussi bien que leur absence chez l'*Amphioxus*, semble indiquer qu'elles se

(1) Stannius, *Vergleich. Anatomie*, p. 251.

(*) *sp.c*, canal médullaire. — *W*, substance blanche de l'axe nerveux. — *pr*, racines nerveuses postérieures. — *ch*, notochorde. — *x*, tige subnotochordale. — *ao*, aorte. — *mp*, plaque musculaire. — *mp'*, couche interne de la plaque musculaire, déjà convertie en muscles. — *Vr*, rudiment des corps vertébraux. — *st*, tube segmentaire. — *sp.v*, valvule spirale. — *v*, veine sous-intestinale. — *sd*, canal segmentaire. — *p.o*, cellules germinatives primitives.

sont d'abord développées, au moins sous leur forme actuelle, dans le phylum des Vertébrés.

Comme nous l'avons déjà dit, l'état embryonnaire du système veineux, caractérisé par une grosse veine sous-intestinale unique, est toujours modifié par le développement d'un système de vaisseaux pairs, appelés veines cardinales, qui conduisent au cœur la plus grande partie du sang venant du tronc.

Les veines cardinales se présentent chez les Poissons sous la forme de quatre troncs longitudinaux pairs (fig. 378 et 384), deux antérieurs (*j*) et deux postérieurs (*c*). Ils se réunissent de chaque côté en un tronc transversal appelé canal de Cuvier (*dc*), qui se rend au sinus veineux et qui, en passant de la paroi du corps au sinus, est compris dans un mésentère latéral du cœur dont nous avons déjà parlé (p. 575, fig. 367). Les veines de la paire antérieure, qui reçoivent le nom de veines cardinales antérieures ou jugulaires, ramènent au cœur le sang distribué à la tête et au cou. Elles sont situées de chaque côté au-dessus du niveau des arcs branchiaux (fig. 315, *a. cv*). Les veines cardinales postérieures se trouvent directement au-dessus du mésonéphros (corps de Wolff), et reçoivent surtout le sang de cet organe et celui des parois du corps (fig. 291, *c.a. v*). Chez de nombreuses formes (Cyclostomes, Élasmobranches et beaucoup de Téléostéens), elles s'unissent en arrière aux veines caudales suivant le mode déjà décrit, et dans un grand nombre de cas, la branche qui relie les deux systèmes se divise en un réseau capillaire dans son passage à travers le mésonéphros, et donne ainsi naissance à un système porte rénal.

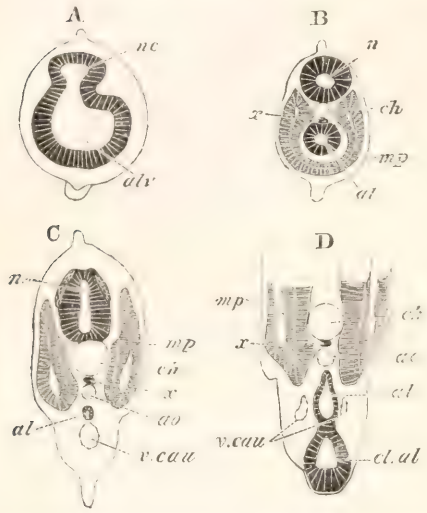


Fig. 383. — Quatre coupes de la portion postanale de la queue d'un embryon du même âge que celui représenté dans la figure 34 *F*. — A est la coupe postérieure (*).

La veine des nageoires de la paire antérieure (sous-clavière) s'unit d'ordinaire à la veine jugulaire antérieure du même côté.

Le système veineux des Amphibiens et des Amniotes diffère constamment de celui des Poissons par la présence d'un nouveau vaisseau,

(*) *nc*, canal neural. — *al*, intestin postanal. — *alv*, vésicule caudale de l'intestin postanal. — *n*, tige mésonotochordale. — *mp*, plaque musculaire. — *ch*, notochorde. — *cl.al*, cloaque. — *ao*, aorte. — *v.cau*, veine caudale.

la *veine cave inférieure*, qui tient lieu des veines cardinales postérieures, et ces dernières n'affectent la forme qu'elles offrent chez les Poissons que pendant la vie embryonnaire. Il s'écarte en outre de celui de tous les Poissons, les Dipnoïques exceptés, en ce qu'il est pourvu de veines pulmonaires qui ramènent directement au cœur le sang des poumons.

Fig. 384. — Diagramme du système veineux pair de Poisson (empruntée à Gegenbaur) (*).

Chez les embryons de toutes les formes supérieures, les caractères généraux du système veineux sont d'abord les mêmes que chez les Poissons; mais en même temps que la veine cave inférieure se développe, les segments antérieurs des veines cardinales postérieures s'atrophient, et les canaux de Cuvier, reliés uniquement aux veines cardinales antérieures et à celles qui en proviennent, constituent les *veines caves supérieures*. La veine cave inférieure reçoit les veines hépatiques.

Abstraction faite du défaut de développement de la veine sous-intestinale, la partie viscérale du système veineux est très semblable à celle des Poissons.

Les transformations ultérieures du système veineux demandent à être traitées séparément dans chaque groupe.

Amphibiens. — Chez les Amphibiens (Gotte n° 296), les veines cardinales antérieures et postérieures prennent naissance comme chez les Poissons. La veine jugulaire interne se développe comme une branche des premières, tandis que l'externe en constitue le tronc principal. La sous-clavière avec son gros rameau cutané, naît également du système des veines cardinales antérieures. Le tronc commun formé par la réunion de ces trois veines se jette dans le canal de Cuvier.

Les veines cardinales postérieures occupent la même position que chez les Poissons, et se réunissent en arrière aux veines caudales, qui, ainsi que l'a fait voir Götte, sont originellement situées au-dessous de l'intestin postanal. Les veines iliaques s'ouvrent dans les veines cardinales postérieures au point où ces dernières se jettent dans la veine caudale. Les veines ne conservent pas longtemps la disposition primitive qui appartient aux Poissons. Cet état est d'abord troublé par le développement de la partie *antérieure* de l'important tronc veineux qui forme chez l'adulte la veine cave inférieure. Ce tronc se développe d'une manière indépendante, mais il s'unit en arrière à la veine cardinale postérieure droite. En arrière, à partir de ce point, les deux veines cardinales se réunissent sur une certaine longueur pour constituer la partie *postérieure* de la veine cave inférieure, qui est située entre les reins (1). Dans

(1) Cette donnée de Götte est contraire à celle de Rathke concernant les Amniotes, et ne peut être regardée comme définitivement établie.

(*) *j*, veine jugulaire (veine cardinale antérieure). — *c*, veine cardinale postérieure. — *h*, veines hépatiques. — *sv*, sinus veineux. — *dc*, canal de Cuvier.

la suite, la partie antérieure des veines cardinales s'atrophie, tandis que leur partie postérieure, depuis le point où elles s'unissent à la veine cave inférieure jusqu'aux veines caudales, affecte la forme d'une figure losangique. La veine iliaque aboutit de chaque côté à l'angle externe de cette figure et se trouve ainsi en communication directe avec la veine cave inférieure ; mais elle est en même temps reliée à un vaisseau longitudinal du bord externe des reins, qui reçoit les veines vertébrales transverses, et distribue aux reins le sang charrié par ces veines, de manière à constituer un système porte rénal. Bientôt les côtés antérieurs du losange formé par les veines cardinales s'atrophient, de sorte que le sang qui traverse les côtés postérieurs ne peut arriver à la veine cave inférieure qu'en passant par le système porte rénal. Les parties postérieures des deux veines cardinales (qui, chez les Urodèles, s'unissent directement à la veine caudale impaire) persistent encore. Les veines iliaques se relient aussi sans intermédiaire à une nouvelle veine, la *veine abdominale antérieure*, qui s'est développée dans l'intervalle. Ainsi, les veines iliaques sont maintenant en communication avec le système de la veine cave inférieure par la veine rénale afférente sur le bord externe du rein, et avec les veines abdominales antérieures par les veines épigastriques.

Le système veineux viscéral commence avec le développement de deux veines vitellines qui s'ouvrent d'abord directement dans le sinus veineux. Elles sont bientôt entourées par le foie, et elles se divisent dans cet organe en un système capillaire auquel s'ajoutent aussi d'autres veines venant des viscères. Le système des vaisseaux hépatiques offre, en fait, les mêmes rapports que chez les Poissons. C'est aussi dans ce système que la veine abdominale antérieure verse son contenu chez l'adulte. Cette veine se compose à l'origine de deux vaisseaux, qui s'ouvrent d'abord directement dans le sinus veineux et s'unissent, tout près de leur orifice dans le sinus, avec une veine venant du tronc artériel. Ils se prolongent du côté postérieur, et après avoir reçu les veines épigastriques mentionnées plus haut et issues des veines iliaques, ainsi que des veines provenant de la vésicule allantoïdienne, ils se réunissent en arrière en un vaisseau unique ; mais du côté opposé, la veine droite s'atrophie et la gauche continue en avant la partie postérieure impaire.

Une connexion s'établit secondairement entre la veine abdominale antérieure et le système porte, de sorte que le sang que cette veine transportait à l'origine directement au cœur est détourné de sa direction et passe par le foie. Un reste des rapports primitifs persiste cependant chez l'adulte sous la forme d'une petite veine, dite veine postérieure du bulbe, qui verse le sang venant des parois du tronc artériel directement dans la veine abdominale antérieure.

Les veines pulmonaires se développent directement du cœur vers les poumons.

Quant à notre connaissance du développement du système veineux des Amniotes, c'est surtout à Rathke que nous la devons.

Reptiles. — On peut, parmi les Reptiles, choisir comme exemple la Couleuvre (*Coluber natrix*), dont le système veineux a été complètement décrit par Rathke dans son important mémoire sur le développement de cet Ophidien (n° 300).

Les veines cardinales antérieures (jugulaires externes) et postérieures se forment dans l'embryon comme chez tous les autres types (fig. 385, *vj* et *vc*), et les premières, après avoir émis la veine vertébrale antérieure et la veine céphalique, persistent chez l'adulte en n'éprouvant que de légères modifications, tandis que les deux canaux de Cuvier constituent les veines caves supérieures.

Les deux veines cardinales postérieures s'unissent en arrière aux veines caudales. Elles sont situées comme d'ordinaire sur le bord dorsal et externe des reins.

Par suite du développement de la veine cave inférieure, que nous décrirons plus bas, c'est principalement par ce vaisseau que le sang qui sort des reins est transporté au cœur, et la portion des veines cardinales postérieures qui s'ouvre dans les canaux de Cuvier s'atrophie peu à peu, tandis que leur partie postérieure persiste sur le bord externe des reins et représente la veine rénale afférente (1).

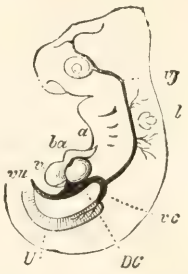


Fig. 385. — Partie antérieure du système veineux d'un embryon de Couleuvre (empruntée à Gegenbaur, d'après Rathke) (*).

Pendant que la partie antérieure des veines cardinales postérieures s'atrophie, les veines intercostales, qui versaient primitivement leur contenu dans ces veines, se relient également à deux veines longitudinales, les veines vertébrales postérieures, qui sont les homologues des veines azygos et semi-azygos de l'Homme et ont avec les veines vertébrales antérieures les mêmes rapports que les veines cardinales postérieures avec les antérieures.

Des anastomoses transversales mettent d'abord ces veines en relation avec les veines cardinales postérieures ; mais après la disparition de la partie antérieure de ces dernières, tout le sang qui arrive des veines intercostales est versé dans les veines vertébrales postérieures. Elles s'unissent en avant aux veines vertébrales antérieures, et le tronc commun constitué de chaque côté par les deux veines s'ouvre dans la veine jugulaire.

Les veines vertébrales postérieures sont d'abord symétriques ; mais après qu'elles se sont unies par des anastomoses transversales, celle de droite acquiert plus d'importance que l'autre.

Bien que le développement de la veine cave inférieure soit beaucoup plus tardif que celui des veines cardinales, cette veine cependant naît d'assez bonne heure. Elle constitue en avant un tronc impair, qui est d'abord très grêle et qui s'ouvre tout près du cœur *dans la veine allantoïdienne droite*. En arrière, elle se continue avec deux veines situées sur le bord interne des reins (2).

(1) La description que Rathke donne de la veine rénale afférente se trouve ainsi en opposition complète avec celle de Götte pour la Grenouille ; mais mes propres observations sur le Lézard me portent à accepter, au moins pour les Amniotes, les données de Rathke.

(2) D'après la description de Rathke, la veine cave inférieure ne s'unit pas en arrière aux veines cardinales postérieures, comme l'a avancé Götte pour les Anoures.

(*) *vc*, veine cardinale postérieure. — *vj*, veine jugulaire. — *DC*, canal de Cuvier. — *vu*, veine allantoïdienne. — *v*, ventricule. — *ba*, tronc artériel. — *a*, fentes viscérales. — *l*, vésicule auditive.

La veine cave inférieure traverse la portion dorsale du foie, et dans ce trajet reçoit les veines hépatiques.

Le système porte est constitué au début par la veine vitelline, qui est en continuité directe avec l'extrémité veineuse du cœur et reçoit d'abord les deux canaux de Cuvier, mais s'unit à une période ultérieure à celui de gauche. Bientôt s'y ouvre une veine mésentérique qui lui apporte le sang des viscères et qui, grêle au début, acquiert rapidement plus d'importance.

Le tronc commun des veines vitelline et mésentérique, que l'on peut appeler veine porte, est de bonne heure enveloppé par le foie; il émet des branches pour cet organe, dont le sang se rend à la veine cave inférieure en passant par les veines hépatiques. A mesure que le diamètre de ces branches devient plus considérable, le passage direct du sang au cœur décroît de plus en plus; finalement, la partie de la veine vitelline primitive située en avant du foie se résorbe, et tout le sang du système porte se rend du foie à la veine cave inférieure.

La dernière portion du système veineux dont il nous reste à parler est constituée par la veine abdominale antérieure. De même que chez les Anoures, il existe originellement deux veines qui appartiennent à ce système et qui, à raison du développement précoce de la vésicule destinée à former l'allantoïde, constituent les *veines allantoïdiennes* (fig. 385, *vu*).

Ces veines se développent un peu plus tard que la veine vitelline; elles parcourent la paroi abdominale antérieure et s'ouvrent dans les deux canaux de Cuvier. Elles s'unissent aux deux veines épigastriques (homologues de celles des Anoures), qui les mettent en relation avec le système des veines cardinales postérieures. Celle du côté gauche s'atrophie dans la suite, et il en résulte une veine allantoïdienne impaire. Celle-ci reçoit d'abord la veine cave inférieure tout près du cœur; mais plus tard ces deux veines opèrent leur jonction dans la région du foie, et à la fin, la veine abdominale antérieure (en laquelle se transforme la première après l'atrophie de l'allantoïde) se réunit au système porte et se résout en capillaires dans le foie (1).

Chez les Lacertiens, les veines illiaques s'unissent aux veines cardinales postérieures et versent ainsi dans les reins une partie de leur sang; elles sont également reliées par les veines épigastriques au système de la veine abdominale antérieure ou allantoïdienne. Les veines sous-clavières s'ouvrent dans le système des veines caves supérieures.

Le système veineux des Oiseaux et des Mammifères s'écarte en deux points essentiels de celui des Reptiles et des Amphibiens. En premier lieu, la veine abdominale antérieure n'est qu'un vaisseau embryonnaire qui, pendant la vie fœtale, forme la veine allantoïdienne; en outre, il s'établit une communication directe de la veine cave inférieure et des veines des membres postérieurs avec les parties postérieures des veines cardinales, de sorte qu'il n'existe pas de système porte rénal.

Götte met en doute l'exactitude des données de Rathke sur ce point; mais mes propres observations parlent absolument en faveur de celles de Rathke, et n'appuient en aucune façon les vues de Götte.

(1) Rathke (n° 300, p. 173) semble nier que le système porte s'unisse à la veine abdominale antérieure; mais il doit y avoir erreur de sa part.

Oiseaux. — Dans l'exposition du développement du système veineux des Oiseaux, on peut prendre le Poulet pour type.

Au troisième jour, presque tout le sang veineux du corps de l'embryon est ramené au cœur par deux troncs veineux principaux, la veine cardinale antérieure (fig. 133, *S. Ca. V*) et la postérieure (*C. Va*) ; ces veines se réunissent de chaque côté en un court vaisseau transversal, le canal de Cuvier, qui se jette à droite et à gauche dans le sinus veineux tout près du cœur. A mesure que la tête et le cou continuent à s'accroître et que les ailes se développent,

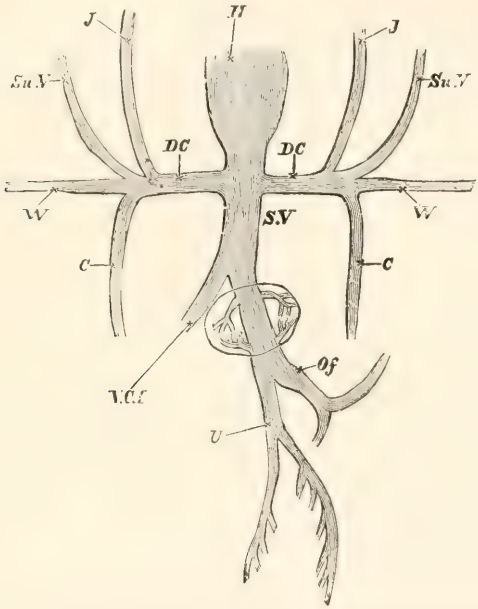


Fig. 386. — Diagramme de la circulation veineuse chez le Poulet au commencement du cinquième jour (*).

a veine cardinale antérieure simple, ou veine jugulaire (fig. 386, J), reçoit de chaque côté deux nouveaux troncs veineux : la veine vertébrale (*Su. V*), qui ramène le sang de la tête et du cou, et la veine sous-clavière, qui rapporte celui de l'aile (*W*).

Au troisième jour, les veines cardinales postérieures sont les seules qui ramènent le sang de la partie postérieure du corps de l'embryon.

Vers le quatrième ou le cinquième jour cependant, apparaît la veine cave inférieure (fig. 386, *V. C. I*). Cette veine s'ouvre dans le sinus veineux non loin du cœur et forme au cinquième jour un tronc fort court, qui se dirige en arrière sur la ligne médiane au-dessous de l'aorte et se perd rapidement dans les tissus des corps de Wolff. Lorsque les reins proprement dits sont

(*) *H*, cœur. — *DC*, canal de Cuvier. Dans le canal de Cuvier se jettent, de chaque côté : la veine jugulaire *J* ; la veine vertébrale supérieure *Su.V* ; la veine de l'aile *W*, et la veine cardinale inférieure *C*. — *S.V*, sinus veineux. — *Of*, veine vitelline. — *U*, veine allantoïdienne qui, à ce stade, envoie des branches aux parois du corps. — *V.C.I*, veine cave inférieure.

formés, ce vaisseau reçoit aussi le sang de ces organes ; à partir de ce moment, il s'accroît rapidement et devient le canal par lequel retourne au cœur la plus grande partie du sang de la division postérieure du corps. Plus le calibre de la veine cave inférieure augmente, plus celui des veines cardinales postérieures diminue.

Le sang que ces dernières recevaient primitivement de la portion postérieure de la moelle épinière et du tronc, est maintenant versé dans deux veines vertébrales postérieures semblables à celles des Reptiles, mais qui, cependant, s'étendent au-dessus de la tête des côtes et se réunissent aux veines vertébrales antérieures. L'apparition de ces veines coïncide avec la disparition des parties antérieures des veines cardinales postérieures. Le sang des membres postérieures traverse directement le rein pour se rendre à la veine cave inférieure sans former de système porte rénal (1).

Au troisième jour, le cours des vaisseaux du sac vitellin est fort simple. Les deux veines vitellines, dont la droite est déjà plus petite que la gauche, forment le canal veineux qui donne naissance, pendant son passage à travers le foie pour gagner le cœur, aux deux groupes de veines hépatiques, les veines afférentes et les veines efférentes (*venæ advehentes* et *venæ revehentes*) (fig. 386).

L'apparition de l'allantoïde au quatrième jour amène une particularité nouvelle. Du conduit veineux naît une veine qui se divise presque aussitôt en deux branches. Celles-ci courent le long des parois ventrales du corps, dont elles reçoivent une partie du sang, et se portent vers l'allantoïde : ce sont les veines *allantoïdiennes* (fig. 386, *U*), homologues de la veine abdominale antérieure des types inférieurs. En se réunissant en avant, elles forment un tronc unique qui, par suite de l'accroissement rapide de l'allantoïde, devient très long. Bientôt la branche droite diminue de volume et finit par disparaître. Pendant ce temps, la branche gauche se bifurque après avoir atteint l'allantoïde, et ses deux branches devenant très volumineuses, il semble qu'il existe toujours deux veines allantoïdiennes principales. Au moment de son apparition, la veine allantoïdienne semble n'être qu'une petite branche de la veine vitelline ; mais avec l'accroissement rapide de l'allantoïde et la réduction du sac vitellin, l'inverse se produit, et la veine vitelline devenue plus grêle paraît n'être qu'une branche de la veine allantoïdienne beaucoup plus volumineuse.

Au troisième jour, la quantité de sang qui revient des parois de l'intestin est insignifiante. Mais à mesure que l'intestin se développe, il acquiert un système veineux particulier ; le sang qui lui arrive s'en retourne par des veines qui se réunissent en un tronc commun, la *veine mésentérique* (fig. 387, *M*), et celle-ci s'ouvre dans la veine vitelline à son point de jonction avec la veine allantoïdienne.

En fait, ces trois grosses veines forment un tronc commun volumineux qui pénètre immédiatement dans le foie et que nous pouvons appeler maintenant la *veine porte* (fig. 387, *P V*). A son entrée dans le foie, une partie de ce tronc fournit en se divisant les *veines afférentes*, tandis que l'autre se continue directement à travers le foie par le *canal veineux* (*ductus venosus*) (*V D*), pour s'ouvrir, à

(1) La manière suivant laquelle ce trajet s'accomplit exige de nouvelles recherches.

sa sortie de cet organe, dans la veine cave inférieure. Avant la formation de ce dernier vaisseau, les veines efférentes, qui emportent le sang circulant dans les capillaires hépatiques, se réunissent au canal veineux au moment où il sort du foie; mais dès que la veine cave est devenue un gros et important vaisseau, on constate que l'embouchure des veines efférentes, ou, comme nous

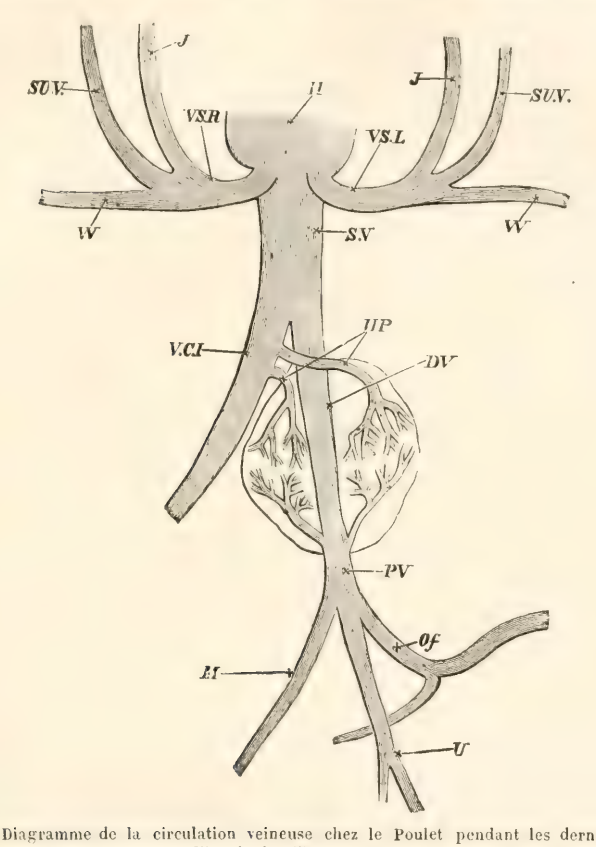


Fig. 387. — Diagramme de la circulation veineuse chez le Poulet pendant les derniers jours de l'incubation (*).

pouvons les appeler désormais, des *veines hépatiques*, s'est déplacée, et que ces veines s'unissent directement à la veine cave, tandis que le canal veineux s'y ouvre séparément un peu plus haut (fig. 387, *H P*).

Cet état de choses persiste avec de légers changements jusque vers la fin de l'incubation, alors que le Poulet commence à respirer l'air contenu dans la chambre à air, et que la respiration ne s'effectue plus par l'allantoïde. Le

(*) *H*, cœur. — *VSR*, veine cave supérieure droite. — *VS.L*, veine cave supérieure gauche. — *S.V*, sinus veineux. Les deux veines caves supérieures sont les deux canaux de Cuvier primitifs; elles s'ouvrent dans le sinus veineux. — *J*, veine jugulaire. — *SU.V*, veine vertébrale antérieure. — *W*, veine sous-clavière. — *V.C.I*, veine cave inférieure. — *HP*, veines hépatiques. — *DV*, canal veineux. — *PV*, veine porte. — *M*, veine mesentérique, apportant de l'intestin le sang dans la veine porte. — *Of*, veine vitelline. — *U*, veine allantoïdienne. Ces trois dernières veines s'unissent pour ormer la veine porte.

sang cesse alors de couler dans les vaisseaux allantoïdiens, qui s'oblitèrent. La veine vitelline décroît en volume et en importance à mesure que le vitellus se résorbe, et elle semble à la fin n'être qu'une simple branche de la veine porte. Le canal veineux s'oblitère ; tout le sang qui arrive par la veine porte est donc versé dans la substance du foie, d'où il passe dans la veine cave par les veines hépatiques.

Bien que la veine allantoïdienne (abdominale antérieure) soit oblitérée chez l'adulte, il s'établit néanmoins une anastomose entre le système porte et les veines qui conduisent le sang des membres à la veine cave inférieure. En effet, la veine caudale et les veines pelviennes postérieures s'ouvrent dans la veine dite *coccygéo-mésentérique*, qui se jette dans le système porte, tandis qu'en même temps, les veines pelviennes postérieures se relient aux veines iliaques communes par un vaisseau qui s'unit aux premières tout près de leur point de jonction avec la veine coccygéo-mésentérique.

Mammifères. — Dans l'embryon des Mammifères se développent les

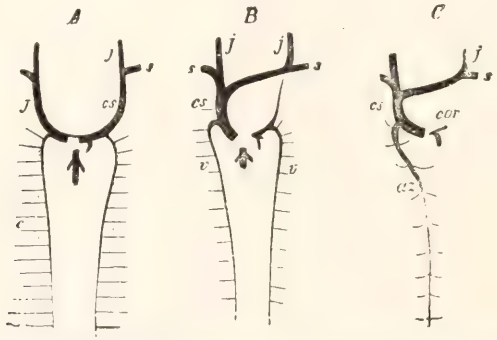


Fig. 388. — Diagramme représentant le développement du système veineux des Mammifères (Homme (empruntée à Gegenbaur) (*).

mêmes troncs veineux que chez les autres types (fig. 388 A). Les veines cardinales antérieures ou jugulaires externes forment les veines primitives de la partie antérieure du corps, et ce n'est que plus tard que se développent les jugulaires internes et les vertébrales antérieures. Les veines sous-clavières (fig. 388 A, *s*), qui se développent au moment de la formation des membres antérieurs, versent également leur contenu dans ces troncs primitifs. Chez les Mammifères inférieurs (Monotrèmes, Marsupiaux, Insectivores, quelques Rongeurs, etc.), les deux veines caves supérieures sont représentées par les deux canaux de Cuvier, qui persistent ; mais plus ordinairement, une anastomose s'établit entre les deux veines innominées droite et gauche, et finalement

(*) *j*, veine jugulaire. — *cs*, veine cave supérieure. — *s*, veine sous-clavière. — *c*, veine cardinale postérieure. — *v*, veine vertébrale. — *az*, veine azygos. — *cor*, veine coronaire.

A. Stade auquel les veines cardinales ont déjà disparu. Leur situation est indiquée par des lignes ponctuées.

B. Stade plus avancé, où le sang de la veine jugulaire gauche passe dans la droite pour former une veine cave supérieure simple ; un reste de la veine cave supérieure gauche subsiste cependant encore.

C. Stade postérieur à la disparition de la veine vertébrale gauche ; la droite persiste et devient la veine azygos. La veine coronaire s'est conservée comme un dernier reste de la veine cave supérieure gauche.

tout le sang de la veine cave supérieure gauche est versé à droite, de sorte qu'il ne reste qu'une seule veine cave supérieure (fig. 388 B et C). Un faible rudiment de la veine cave supérieure gauche persiste cependant à l'état de *sinus coronaire* (*sinus coronarius*), qui reçoit la *veine coronaire* du cœur (fig. 388 C, *cor* et 389, *cs*).

Les veines cardinales postérieures sont d'abord les seules veines qui reçoivent le sang de la partie postérieure du tronc et celui des reins, et après le développement des membres postérieurs, elles en reçoivent aussi le sang.

Mais de même que dans les types déjà décrits, une veine cave inférieure impaire se développe dans la suite et transporte une portion de plus en plus grande du sang qui s'en retournait primitivement par les veines cardinales postérieures. Elle s'unit en avant du foie au tronc commun des veines allantoïdienne et vitelline.

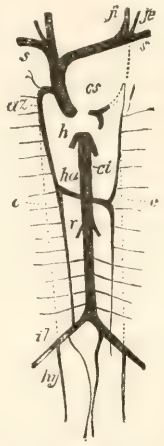


Fig. 389. — Diagramme représentant les troncs veineux principaux chez l'Homme (empruntée à Gegenbaur) (*).

A une période ultérieure, se constitue une paire de troncs qui conduisent le sang de la partie postérieure des veines cardinales et celui des veines crurales directement dans la veine cave inférieure (fig. 389, *il*). Ces vaisseaux, dont le développement n'a pas été suffisamment étudié, forment les veines iliaques communes, tandis que les segments postérieurs des veines cardinales, qui s'y unissent, deviennent les veines hypogastriques (fig. 389, *hy*). Par suite du développement des veines iliaques communes, il ne s'établit pas de système porte rénal comme chez les Reptiles et les Amphibiens.

Des veines vertébrales postérieures semblables à celles des Reptiles et des Oiseaux prennent naissance ; elles communiquent avec les veines intercostales et les veines lombaires, et s'unissent en avant avec la partie antérieure des veines cardinales postérieures (fig. 388 A) (1).

Après la formation des veines vertébrales postérieures, et à mesure que la veine cave inférieure acquiert plus d'importance, la portion moyenne des veines cardinales postérieures s'atrophie complètement (fig. 389, *c*) ; mais les parties antérieure et postérieure persistent et forment, la première, le prolongement de la veine vertébrale postérieure dans la veine cave antérieure (*az*), la seconde, la veine hypogastrique (*hy*).

Bien que les deux veines vertébrales postérieures ne persistent que chez un

(1) Ainsi que nous l'avons mentionné plus haut, Rathke prétend que chez la Couleuvre, la partie antérieure des veines cardinales postérieures s'oblitère complètement. De nouvelles recherches sont nécessaires pour décider si, sur ce point, il existe réellement une différence entre les Mammifères et les Reptiles.

(*) *cs*, veine cave supérieure. — *s*, veine sous-clavière. — *ji*, jugulaire interne. — *je*, jugulaire externe. — *az*, veine azygos. — *ha*, veine hémiazygos. — *c*, ligne ponctuée indiquant la position occupée antérieurement par les veines cardinales. — *ci*, veine cave inférieure. — *r*, veines rénales. — *il*, iliaque. — *hy*, veines hypogastriques. — *h*, veines hépatiques.

Les lignes ponctuées indiquent la situation des vaisseaux embryonnaires qui sont atrophiés chez l'adulte.

petit nombre de Mammifères, ordinairement, cependant, une communication transversale s'établit entre elles : l'une (la droite) devient la plus importante et constitue la veine azygos (fig. 389, *az*), tandis que la partie persistante de la gauche forme la veine hémiazygos (*ha*).

Le reste du système veineux est formé, chez l'embryon, par les veines vitelline et allantoïdienne, dont la première reçoit dans la suite la veine mésentérique, de manière à constituer le système porte.

La veine vitelline se constitue d'abord et se divise près du cœur en deux veines, qui ramènent le sang du sac vitellin (vésicule ombilicale). Toutefois, la veine du côté droit ne tarde pas à s'oblitérer.

Il existe originellement une paire de veines allantoïdiennes (abdominales antérieures). Elles se développent de très bonne heure et s'étendent d'abord le long des parois somatiques du corps encore largement ouvertes, pour s'ouvrir en avant dans le tronc veineux vitellin, qui est simple. Peu après, la veine allantoïdienne droite disparaît, et le tronc commun formé par la réunion des veines vitelline et allantoïdienne s'allonge considérablement. Bientôt il est enveloppé par le foie.

Les transformations qui surviennent ensuite ont été décrites d'une manière un peu différente par Kölliker et par Rathke. D'après Kölliker, le tronc commun des veines allantoïdienne et vitelline envoie des branches au foie pendant son passage à travers cet organe, en même temps qu'il en reçoit près du point où il en sort en avant. Le tronc principal ne s'oblitère cependant jamais complètement comme dans l'embryon des autres types, mais il persiste pendant toute la vie embryonnaire et forme le *ductus venosus Arantii* (canal veineux d'Arantius).

Avec le développement du placenta, la veine allantoïdienne devient la principale origine du canal veineux, et la veine vitelline ou veine porte, comme il convient peut-être de l'appeler désormais, cesse de s'y unir directement et se joint à l'une de ses branches dans le foie.

La veine cave inférieure se réunit au prolongement du canal veineux en avant du foie, et à mesure qu'elle devient plus volumineuse, elle reçoit directement les veines hépatiques, qui originellement ramenaient le sang dans le canal veineux. Ce canal finit d'ailleurs par devenir simplement une petite branche de la veine cave.

Vers la fin de la vie fœtale, la veine allantoïdienne s'oblitère jusqu'à son entrée dans le foie ; le canal veineux se transforme en un cordon plein, le ligament rond (du foie), et tout le sang veineux est conduit au foie par la veine porte (1).

Comme la veine allantoïdienne (abdominale antérieure) n'existe que pendant la vie fœtale, il ne s'établit pas d'anastomose entre les veines iliaques et le système porte par l'intermédiaire de la veine abdominale antérieure.

398. J. Marshall. On the development of the great anterior veins (*Phil. Trans.* 1859).

399. H. Rathke. Ueb. d. Bildung d. Pfortader u. d. Lebervenen b. Säugethieren (*Meckel's Archiv*, 1830).

(1) D'après Rathke, le tronc primitif qui unit directement la veine allantoïdienne au cœur en traversant le foie, s'oblitère, et le canal veineux d'Arantius est une communication secondaire développée dans la dernière période de la vie fœtale.

(500) H. Rathke. Ueb. d. Bau u. d. Entwick. d. Venensystems d. Wirbelthiere (*Bericht. üb. d. naturh. Seminar. d. Univ. Königsberg*, 1838).
Voyez aussi Von Baer (No. 291), Götte (No. 296), Kölliker (No. 298), et Rathke (Nos. 299, 300, et 301).

Système lymphatique.

Le système lymphatique dérive de lacunes répandues dans le parenchyme général du corps, dont le développement est indépendant de la cavité générale proprement dite, bien qu'elles communiquent en même temps avec cette cavité et avec le système vasculaire.

Chez tous les véritables Vertébrés, certaines parties de ce système constituent des troncs définis en communication avec le système veineux, et chez les types supérieurs, les principaux troncs lymphatiques acquièrent des parois propres.

On ne sait que peu de chose sur l'ontogénie des vaisseaux lymphatiques; ils ne prennent naissance, toutefois, qu'à une époque tardive de la vie embryonnaire et affectent d'abord la forme de simples lacunes intercellulaires.

Les glandes lymphatiques semblent naître de plexus lymphatiques, dont les cellules engendrent les corpuscules de la lymphe. Ce n'est que chez les Oiseaux et les Mammifères, et particulièrement chez les derniers, que les glandes lymphatiques constituent des organes définis.

Rate. — D'après sa structure, la rate doit être rangée parmi les glandes lymphatiques, bien qu'elle offre des relations définies avec le système vasculaire. Elle se développe dans le mésoblaste du mésogastre, ordinairement en même temps que le pancréas et en connexion intime avec cet organe.

D'après Müller et Peremeschko, la masse mésoblastique qui doit former la rate se sépare de bonne heure par un sillon, d'un côté du pancréas, de l'autre du mésentère. Quelques-unes de ses cellules s'allongent et émettent des prolongements qui, en s'unissant à des prolongements semblables d'autres cellules, forment le système des trabécules de la rate. Du reste du tissu dérivent les cellules de la pulpe splénique, qui renferment fréquemment plus d'un noyau. Des amas particuliers de ces cellules se constituent à une période ultérieure pour donner naissance aux corpuscules malpighiens de la rate.

(501) W. Müller. The Spleen (*Stricker's Histology*).
(502) Peremeschko. Ueb. d. Entwick. d. Milz. (*Sitz. d. Wien. Akad. Wiss.*, LVI. 1867).

Capsules surrénales.

On rencontre chez les Élasmobranches deux groupes différents de formations qui ont reçu l'un et l'autre le nom de capsules surrénales (corps surrénaux). Comme on le verra dans la suite, il est probable que ces deux sortes de formations se réunissent chez les types supérieurs pour constituer les capsules surrénales.

L'un de ces groupes consiste en une série de corps pairs situés sur les branches de l'aorte dorsale, dont l'arrangement est segmentaire, et qui forment une chaîne étendue depuis le cœur jusqu'à l'extrémité postérieure de

la cavité générale. Chacun de ces corps se compose d'un certain nombre de lobes, et se divise nettement en une couche corticale de cellules columnaires et une substance médullaire formée de cellules polygonales irrégulières. Ainsi que Leydig l'a montré le premier, ils sont en connexion intime avec les ganglions sympathiques et renferment habituellement de nombreuses cellules ganglionnaires réparties entre leurs propres cellules.

La seconde formation consiste en un cordon impair de cellules, situé entre l'aorte dorsale et la veine caudale impaire, et limité de chaque côté par la partie postérieure des reins. Je propose de l'appeler *capsule surrénale intermédiaire* (corps interrénal). Ce corps recouvre en avant les capsules surrénales paires, mais sans s'y unir, et se compose d'une série de lobules bien délimités, etc. Leydig (n° 506) a trouvé qu'à l'état frais, « la masse principale du corps est formée de molécules graisseuses dans lesquelles sont plongés librement des noyaux vésiculaires clairs. » Comme on peut facilement le constater sur des préparations durcies, il est enveloppé d'une tunique propre d'où partent des cloisons qui le divisent en compartiments bien délimités, remplis de cellules polygonales. Ces cellules constituent le parenchyme proprement dit de l'organe. Les globules huileux dont elles sont pleines à l'état frais disparaissent d'une manière complète par les méthodes ordinaires de durcissement.

Les capsules surrénales paires (Balfour, n° 292, p. 242-244) dérivent des ganglions sympathiques. Ces ganglions, que l'on voit à un stade précoce sur la figure 395 *sy. g*, se divisent peu à peu en deux parties, l'une ganglionnaire, l'autre glandulaire. La première forme les ganglions sympathiques de l'adulte, la seconde, les capsules surrénales paires proprement dites. Le corps interrénal se développe au contraire (Balfour n° 292, p. 245-247) aux dépens de cellules mésoblastiques indifférentes entre les deux reins, à la place même qu'il occupe chez l'adulte.

L'étude la plus complète du développement des capsules surrénales des Amniotes a été faite par Braun (n° 503) sur des Reptiles.

Ces organes se composent, chez les Lacertiens, d'une paire de corps jaunâtres allongés, situés entre la veine rénale efférente et les glandes de la génération.

Ils sont formés de deux sortes d'éléments constituants : 1° d'amas de cellules brunes que l'on rencontre sur le côté dorsal de l'organe et qui se colorent fortement par l'acide chromique, comme certaines cellules des capsules surrénales des Mammifères ; 2° de cordons irréguliers, pourvus en partie d'une lumière et remplis de globules ayant l'aspect graisseux (1), parmi lesquels se trouvent des noyaux. Par le traitement à l'acide chromique, les globules graisseux disparaissent et les cordons se divisent en petits corps qui ressemblent à des cellules columnaires.

Les masses dorsales de cellules brunes dérivent des ganglions sympathiques de la même manière que les capsules surrénales paires des Élasmobranches, tandis que les cordons remplis de globules d'aspect graisseux proviennent de cellules mésoblastiques indifférentes, et forment un épaississement compris

1 Ces globules ne sont pas formés de substance graisseuse proprement dite, et il en est probablement de même des globules semblables que l'on observe dans les corps interrénaux des Élasmobranches.

dans les parois latérales de la veine cave inférieure et des veines cardinales avec lesquelles la première est en continuité. Les observations de Brunn (n° 504) sur le Poulet et celles de Kölliker (n° 298, p. 953-955) (1) sur les Mammifères, n'ajoutent que peu de chose à celles de Braun. Elles montrent que dans les deux types, la plus grande partie de la glande (la substance corticale) dérive du mésoblaste, et que cet organe est en connexion intime avec les ganglions sympathiques; de plus, également d'après Kölliker, la partie postérieure des capsules surrénales d'un embryon de Lapin de seize à dix-sept jours est impaire.

Il y a une concordance si absolue sous le rapport de la structure et du développement, entre ce que j'ai appelé corps interrénal chez les Élasmobranches et la partie mésoblastique des capsules surrénales des Reptiles, que j'hésite à peine à les regarder comme homologues (2); tandis que d'autre part, les corps pairs des Élasmobranches, dérivés des ganglions sympathiques, correspondent évidemment à la partie des capsules surrénales des Reptiles qui a une origine semblable, bien que les segments antérieurs des capsules surrénales paires des Poissons aient manifestement avorté chez les types supérieurs.

Par conséquent, on observe chez les Élasmobranches : 1° une série de corps pairs dérivés des ganglions sympathiques ; 2° un corps impair d'origine mésoblastique. Chez les Amniotes, ces corps s'unissent pour former les capsules surrénales composées, dont, toutefois, les deux sortes d'éléments constituants restent distincts pendant leur développement. La partie mésoblastique de ces éléments semble former la couche corticale des capsules surrénales adultes, la partie nerveuse, la substance médullaire.

(503) M. Braun. Bau u. Entwick. d. Nebennieren bei Reptilien (*Arbeit. a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, V. 1879.

(504) A. v. Brunn. Ein Beitrag z. Kenntniss d. feinern Baues u. d. Entwick. d. Nebennieren (*Arch. f. mikr. Anat.*, VIII. 1872).

(505) Fr. Leydig. *Untersuch. üb. Fische u. Reptilien.* Berlin, 1853.

(506) Fr. Leydig. *Rochen u. Haie.* Leipzig, 1852.

Voyez aussi F. M. Balfour (No. 292), Kölliker (No. 298), Remak (No. 302), etc.

(1) Traduction française (1879-82), p. 995-997 (trad.).

(2) Le fait que l'organe est impair chez les Élasmobranches et pair chez les Amniotes n'a aucune importance, puisque cet organe présente une partie impaire chez le Lapin.

CHAPITRE XXII.

SYSTÈME MUSCULAIRE.

Chez tous les Cœlentérés, à l'exception des Cténophores, les éléments contractiles des parois du corps consistent en prolongements filiformes de cellules épithéliales ectodermiques ou entodermiques (fig. 390 et 391 B). Les éléments pourvus de ces prolongements, que Kleinenberg a découverts le premier, sont connus sous le nom de *cellules myo-épithéliales*. Leurs parties contractiles peuvent être striées (fig. 391) ou non (fig. 390). Dans quelques cas, la partie épithéliale de la cellule peut presque complètement disparaître, son noyau seul persistant (fig. 391 A); et c'est ainsi que se forme une couche musculaire entièrement située sous la surface externe du corps.

Fig. 390. — Cellules myo-épithéliales de l'Hydre (empruntée à Gegenbaur, d'après Kleinenberg) (*).

On a la preuve embryologique que le système musculaire volontaire d'un grand nombre de types dérive de cellules myo-épithéliales de cette sorte. Les plus importants de ces types sont les Chétopodes, les Géphyriens, les Chætognathes, les Nématodes et les Vertébrés (1).

Tandis qu'il est prouvé d'une manière positive que le système musculaire d'un grand nombre de types se compose de cellules qui tirent leur origine des cellules myo-épithéliales, chez d'autres, le développement de ce système est encore très obscur. Chez l'embryon, les muscles peuvent provenir de cellules amœboïdes ou indifférentes, et dans beaucoup de cas de cette sorte, d'après les frères Hertwig (2), ils ont aussi phylogénétiquement tiré leur origine de cellules de tissu conjonctif indifférent. Toutefois, le sujet est entouré de très sérieuses difficultés,

1) Si l'on s'en rapporte aux données récentes de Metschnikoff, les Échinodermes doivent être ajoutés à ces groupes. Les cellules amœboïdes que, sur l'autorité de Selenka, nous avons considérées dans le premier volume de ce traité comme formant les muscles chez ces animaux, donnent seulement naissance, selon Metschnikoff, au cutis, tandis que d'après le même naturaliste, les cellules épithéliales des vésicules vaso-péritonéales sont pourvues de prolongements musculaires.

(2) O. et R. Hertwig, *Die Cœlomtheorie*. Iena, 1881.

*, *m*, fibres contractiles.

et pour le discuter ici il me faudrait par trop empiéter sur le domaine de l'histologie pure.

Système musculaire volontaire des chordata.

Fibres musculaires. — Les éléments musculaires des Chordata appartiennent sans aucun doute au type myo-épithélial. Les cellules musculaires embryonnaires sont d'abord des cellules épithéliales simples; mais bientôt elles deviennent fusiformes, en même temps

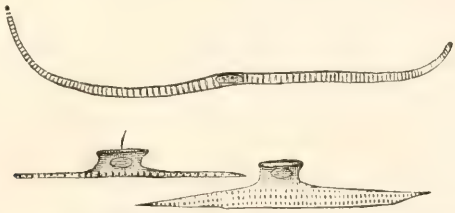


Fig. 391. — Cellules musculaires de *Lizzia Köllikeri* (empruntée à Lankester, d'après O. et R. Hertwig) (*).

qu'une partie de leur protoplasme se différencie en fibrilles musculaires longitudinales striées, tandis que l'autre, qui renferme le noyau, reste indifférente et constitue l'élément épithélial des cellules. Tantôt les fibrilles musculaires sont situées sur l'un des côtés de la partie épithéliale de la cellule, tantôt (Lamproie, Triton, Esturgeon, Lapin) elles l'entourent. Cette dernière disposition est représentée chez l'Esturgeon dans la figure 64.

Le nombre des fibrilles nées de chaque cellule s'élève graduellement, tandis que le protoplasme diminue, et il n'en reste finalement que le noyau, ou les noyaux qui résultent de sa division. Le produit de chaque cellule donne probablement naissance, conjointement avec une division ultérieure du noyau, à un faisceau primitif, qu'enveloppe, excepté chez l'*Amphioxus*, le *Petromyzon*, etc., un revêtement particulier de sarcolemme.

Système des muscles volontaires. — Il sera commode, pour décrire le système musculaire des Vertébrés, de le diviser en deux parties, celle de la tête et celle du tronc. La portion principale, sinon la totalité du système musculaire du tronc, dérive de certaines formations désignées sous le nom de plaques musculaires, qui tirent leur origine d'une partie des somites mésoblastiques primitifs.

Nous avons déjà dit (p. 274-278) que les somites mésoblastiques dérivent de la partie dorsale segmentée des plaques mésoblastiques primitives. Comme l'histoire de ces corps se présente sous sa forme la

(*) A, cellule musculaire des fibres circulaires de la subombrelle.
B, cellules myo-épithéliales de la base d'un tentacule.

plus simple chez les Élasmobranches, nous commencerons par ce groupe. Chaque somite se compose de deux lames, l'une somatique, l'autre splanchnique, formée chacune d'une assise unique de cellules columnaires. Entre ces deux lames se trouve une cavité qui est d'abord en continuité directe avec la cavité générale, dont, à vrai dire, elle forme simplement une partie spécialisée (fig. 392) ; mais bientôt elle se sépare complètement, par étranglement, de la cavité générale définitive.

De très bonne heure (fig. 392) la structure de la lame interne ou splanchnique des somites devient plus complexe, par suite de modifications particulières que subit sa partie moyenne. Des coupes longitudinales menées horizontalement montrent immédiatement la nature de ces modifications, et prouvent (fig. 393) que les cellules qui occupent la région mentionnée (*mp*) se sont allongées dans le sens longitudinal et constituent en réatilé des cellules musculaires embryonnaires fusiformes typiques, pourvues chacune d'un gros noyau. Chaque cellule musculaire s'étend sur toute la longueur d'un somite. La lame interne de chaque somite, immédiatement en dedans de la bande musculaire qui vient d'être décrite, commence à proliférer et donne naissance à une masse de cellules intermédiaire aux muscles et à la notochorde (*Vr*). Ces cellules forment le commencement des corps vertébraux et offrent d'abord (fig. 393) la même segmentation que les somites dont elles dérivent.

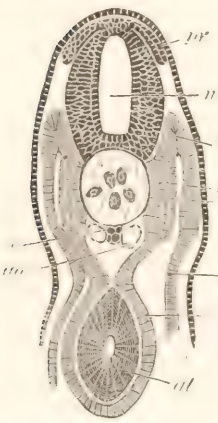


Fig. 392. — Coupe transversale du tronc d'un embryon un peu plus âgé que celui représenté dans la figure 31 E *.

Après que les corps vertébraux se sont séparés des somites, les restes de ces derniers peuvent recevoir le nom de plaques musculaires, puisqu'ils se transforment directement en tout le système musculaire volontaire du tronc (fig. 394, *mp*).

D'après les données de Bambeke et de Götte, les Amphibiens offrent, dans le développement de leur système musculaire, cette particularité à remarquer, qu'il ne se forme pas de plaques musculaires distinctes, telles que celles que l'on observe dans les autres types de Vertébrés. Chaque plaque latérale de mésoblaste se divise en un feuillet somatique et un feuillet splanchnique, qui se continuent dans les portions vertébrales et pariétales de la plaque. Bientôt les portions vertébrales (somites) des plaques se séparent des pariétales, et forment des masses cellulaires indépendantes, composées

* *nc*, canal neural. — *pr*, racine postérieure d'un nerf spinal. — *x*, tige submotochordale. — *ao*, aorte. — *se*, mésoblaste somatique. — *sp*, mésoblaste splanchnique. — *mp*, plaque musculaire. — *mp'*, portion de plaque musculaire transformée en muscle. — *Vr*, portion de la plaque vertébrale qui donnera naissance aux corps vertébraux. — *al*, cavité digestive.

de deux couches qui étaient originellement en continuité avec les feuillets somatique et splanchnique des plaques pariétales (fig. 86). Le feuillet externe ou somatique des plaques vertébrales est formé d'une seule assise de cellules, mais le feuillet interne ou splanchnique se compose d'un noyau de cellules situé sur le côté qui regarde le feuillet somatique, et d'une lame interne. Le noyau du feuillet splanchnique et le feuillet externe ou somatique correspondent ensemble à une plaque musculaire des autres Vertébrés, et présentent une segmentation semblable.

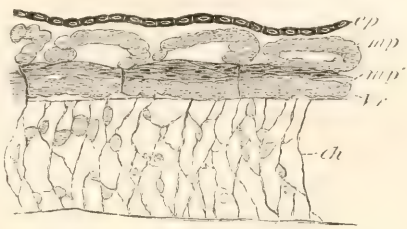


Fig. 393. — Coupe horizontale du tronc d'un embryon de *Scyllium* beaucoup plus jeune que celui représenté dans la figure 34 F (*).

Chez les Poissons osseux, on considère le développement des somites et du système musculaire comme concordant avec celui des Amphibiens (1); mais ce point exige de nouvelles observations.

Chez les Oiseaux, le clivage horizontal du mésoblaste s'étend d'abord jusqu'à l'arête dorsale des plaques mésoblastiques; mais après la séparation des somites, la fente comprise entre les lames somatique et splanchnique s'oblitère sur une grande étendue, bien qu'elle semble persister en partie dans les somites antérieurs. Au second jour, les somites prennent sur une coupe transversale (fig. 123, *P. v.*) une forme à peu près quadrangulaire; mais ils sont moins hauts que larges.

A ce moment, chacun d'eux se compose d'une écorce assez épaisse de cellules columnaires rayonnantes un peu granuleuses, contenant un petit noyau de cellules sphériques. Comme on peut le voir dans les figures précédentes, ils ne sont pas complètement séparés des parties ventrales (ou latérales, comme elles le sont encore à cette période) de la plaque mésoblastique, et la couche dorsale et externe de leur écorce se continue avec la lame somatique, le reste de l'écorce ainsi que le noyau central, avec la lame splanchnique. Vers la fin du second jour et le commencement du troisième, la couche supérieure et externe de l'écorce, à laquelle se joignent probablement quelques-unes des cellules centrales du noyau, se sépare à l'état de plaque musculaire (fig. 124). Lorsqu'elle est constituée (fig. 125), cette plaque se compose de deux lames, une interne et une externe, qui comprennent entre elles une cavité centrale presque oblitérée, et aussitôt après, la partie moyenne de la lame interne se transforme en muscles longitudinaux. En fait, les plaques musculaires des Oiseaux ont exactement la même constitution que celles des Élasmobranches. L'espace central est manifestement un reste de la *partie vertébrale de la cavité générale*, qui, bien qu'il disparaisse totalement ou en partie à un stade précédent, réapparaît lors de la formation de la plaque musculaire.

(1) Ehrlich. Ueber den peripher. Theil d. Urwirbel. (*Archiv f. mikr. Anat.*, vol. XI).

(*) La coupe passe au niveau de la notochorde et montre les plaques musculaires se séparant des cellules qui forment les corps des vertèbres.

ch, notochorde. — *ep*, épiblaste. — *Vr*, rudiment de corps vertébral. — *mp*, plaque musculaire. — *mp'*, portion de plaque musculaire déjà différenciée en muscles longitudinaux.

Après la formation de la plaque musculaire, le reste du somite offre un volume considérable ; les cellules de l'écorce qui y sont comprises perdent leurs caractères distinctifs, et la plus grande partie de ce reste devient le rudiment du corps vertébral.

Le processus paraît être en général, chez les Mammifères, le même que chez les Élasmobranches. La fissure qui donne naissance à la cavité générale se prolonge jusqu'à l'arête dorsale des plaques mésoblastiques ; les parties dorsales de ces plaques avec les cavités qu'elles contiennent se divisent en somites et se séparent ensuite de la portion ventrale. Le développement ultérieur des somites n'a pas été observé avec les soins voulus ; il semblerait cependant qu'ils forment des corps cuboïdes où toute trace de la fissure primitive a disparu. Plus tard, ce développement est le même que chez les Oiseaux.

D'après les données actuelles, les premiers changements qui surviennent dans les somites mésoblastiques, et la formation des plaques musculaires, ne s'effectuent pas tout à fait suivant le même type chez tous les Vertébrés ; cependant, la comparaison établie entre les Elasmobranches et les autres Vertébrés semble prouver que le développement de ces parties offre des particularités communes importantes, que l'on peut regarder comme primitives et héritées des ancêtres des Vertébrés. Ces particularités sont : 1° l'extension de la cavité générale dans les plaques vertébrales et la clôture ultérieure de cette cavité entre les deux lames des plaques musculaires ; 2° la division primitive de la plaque vertébrale en une lame externe (somatique) et une interne (splanchnique), et la formation d'une grande partie du système des muscles volontaires aux dépens de la lame interne, qui, dans tous les cas, se transforme en muscles avant l'externe.

Transformation des plaques musculaires en muscles. — Il sera bon de commencer ce sujet par une description des modifications qui surviennent dans un type simple, tel que celui des Élasmobranches.

A l'époque où les plaques musculaires sont devenues des formations indépendantes, elles constituent des corps oblongs aplatis, composés de deux lames et renfermant une cavité centrale en forme de fente (fig. 394, *mp*). La paroi externe ou somatique est formée de cellules épithélioïdes simples ; mais l'interne ou splanchnique a une structure un peu compliquée. Elle est formée, du côté dorsal et du côté ventral, d'un épithélium columnaire, et dans sa partie moyenne, par les cellules musculaires mentionnées précédemment. Entre celles-ci et la cavité centrale des plaques commence à s'intercaler l'épithélium dont est formé le reste de la paroi ; de sorte qu'une mince couche de cellules, qui toutefois n'est pas entièrement continue, apparaît entre le muscle le premier formé et la cavité de la plaque musculaire.

Aussitôt après leur formation, les plaques musculaires, vues de l'extérieur, ont leurs bords antérieur et postérieur presque droits ; mais

bientôt une courbure apparaît daus leur partie moyenne, de manière que ces bords prennent la forme d'un angle obtus dont le sommet est dirigé en avant. Elles sont disposées de telle sorte que le bord antérieur de chacune d'elles s'adapte au bord postérieur de celle qui précède. Au niveau des lignes suivant lesquelles s'unissent les plaques musculaires apparaissent des couches de cellules de tissu conjonctif, qui constituent les rudiments des cloisons intermusculaires.

L'accroissement des plaques musculaires est très rapide, et leurs extrémités supérieures s'etendent bientôt jusqu'à l'arête dorsale du canal neural, tandis que les inférieures se rencontrent presque sur la ligne médiane ventrale. La bande musculaire primitive, dont le développement était d'abord très lent, s'accroît maintenant avec une grande rapidité et forme le noyau de tout le système des muscles volontaires (fig. 395, *mp'*). Elle s'étend vers le haut et vers le bas par la transformation continue de nouvelles cellules de la lame splanchnique en cellules musculaires. En même temps, son épaisseur devient rapidement plus considérable, par l'addition de nouvelles cellules musculaires fusiformes dérivées de la *lame somatique*, aussi bien que par la division des cellules déjà existantes.

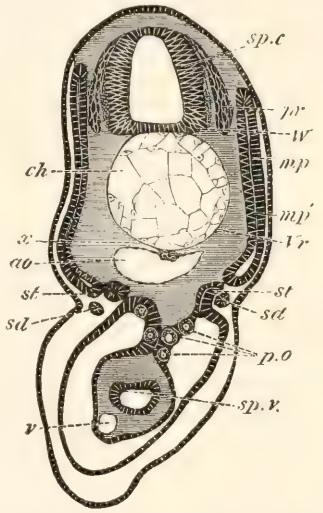


Fig. 394. — Coupe transversale du tronc d'un embryon de *Scyllium* un peu plus jeune que celui représenté dans la figure 34 F (*).

Ainsi, les deux lames des plaques musculaires prennent part à la formation des grands muscles latéraux longitudinaux, bien que la lame splanchnique se transforme eu muscles beaucoup plus tôt que la somatique (1).

Chaque plaque musculaire est d'abord une formation continue, étendue de la surface dorsale à la surface ventrale ; mais au bout de quelque temps, une couche de tissu conjonctif qui se développe presque au même niveau que la ligne latérale, la divise en deux parties, une *dorso-latérale*, l'autre *ventro-latérale*. Les extrémités des plaques musculaires restent pendant longtemps formées

(1) Les frères Hertwig ont soutenu récemment que la lame interne des plaques musculaires se transforme seule en muscles. Il est facile de démontrer, chez les Élasmobranches, l'inexactitude de cette donnée, et chez l'Esturgeon (voyez fig. 64, *mp*), les deux lames de la plaque musculaire conservent leurs rapports primitifs après que les cellules de l'une et de l'autre se sont converties en muscles.

(*) *sp.c*, canal médullaire. — *W*, substance blanche de l'axe nerveux. — *pr*, racines nerveuses postérieures. — *ch*, notochorde. — *x*, tige subnotochordale. — *ao*, aorte. — *mp*, plaque musculaire. — *mp'*, couche interne de la plaque musculaire, déjà convertie en muscles. — *Vr*, rudiment de corps vertébral. — *st*, tube segmentaire. — *sp.v*, valvule spirale. — *v*, veine sous-intestinale. — *sd*, canal segmentaire. — *p.o*, cellules germinatives primitives.

de cellules columnaires non différenciées. Les contours compliqués des

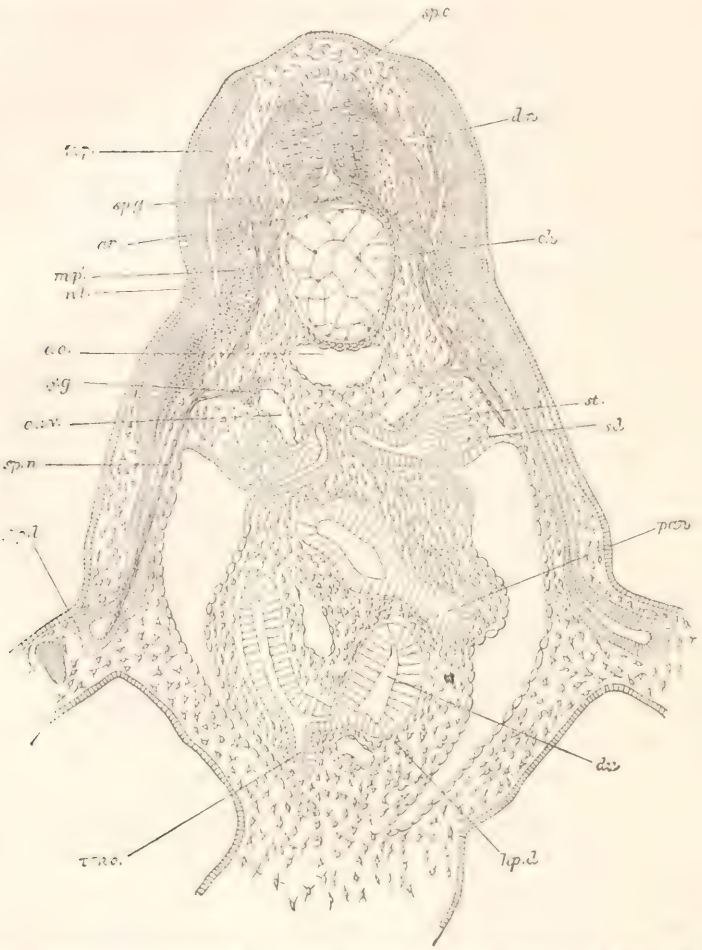


Fig. 395. — Coupe transversale de la partie antérieure du tronc d'un embryon de *Scyllium* un peu plus âgé que celui de la figure 36 B *.

cloisons intermusculaires s'établissent peu à peu pendant les stades ultérieurs du développement, et donnent lieu à l'aspect bien connu

* Cette coupe est diagrammatique en ce que les racines nerveuses antérieures ont été figurées sur toute leur longueur, tandis qu'en fait elles s'unissent à la moelle épinière au milieu de l'intervalle qui sépare deux racines postérieures.

sp.c, moelle épinière. — *sp.g*, ganglion d'une racine postérieure. — *ar*, racine antérieure. — *dn*, nerf dirigé du côté dorsal, provenant d'une racine postérieure. — *mp*, plaque musculaire. — *mp'*, portion de cette plaque déjà transformée en muscles. — *mp.d*, portion de la même plaque dont naissent les muscles des membres. — *nl*, nerf latéral. — *ao*, aorte. — *ch*, notochorde. — *sy.g*, ganglion sympathique. — *ca.v*, veine cardinale. — *sp.n*, nerf spinal. — *sd*, canal segmentaire (uretère primitif). — *st*, tube segmentaire. — *du*, duodénum. — *pan*, pancréas. — *hp.d*, point où le canal hépatique s'ouvre dans le duodénum. — *vmc*, canal vitellin.

qu'offrent les muscles sur des coupes tranversales, particularité sur laquelle nous n'avons pas à insister ici.

Muscles des membres. — Les muscles des membres naissent, chez les Élasmobranches, en même temps que le squelette cartilagineux, sous la forme de deux bandes de fibres longitudinales situées sur les faces dorsale et ventrale des membres (fig. 361). Les cellules qui leur donnent naissance dérivent des plaques musculaires. Aux points où les extrémités de ces plaques atteignent le niveau des membres, elles se recourbent en dehors et pénètrent dans le tissu de ces derniers (fig. 395). De petites portions de plusieurs plaques musculaires (*mp. l*) viennent ainsi se placer dans l'intérieur des membres et ne tardent pas à se séparer du reste de ces plaques. Elles perdent bientôt leurs caractères primitifs ; on ne peut guère douter cependant qu'elles ne fournissent les éléments nécessaires à la formation des muscles des membres. Après avoir envoyé aux membres ces bourgeons, les plaques musculaires elles-mêmes s'étendent vers le bas et ne présentent bientôt plus aucune trace de ce bourgeonnement.

Outre les muscles longitudinaux du tronc décrits ci-dessus, et qui, d'une manière générale, sont caractéristiques des Poissons, on trouve, chez l'*Amphioxus*, un muscle abdominal transverse particulier, qui s'étend de la bouche au pore abdominal, et dont l'origine n'a pas encore été établie.

On a déjà vu que chez tous les Vertébrés supérieurs, il se développe des plaques musculaires tout à fait semblables à celles des Élasmobranches, de sorte que tous les Vertébrés supérieurs passent, relativement à leur système musculaire, par un stade poisson. Comme chez les Élasmobranches, la partie moyenne de la lame interne de leurs plaques musculaires se transforme en muscles à une période très précoce, et la lame externe reste pendant longtemps formée de cellules indifférentes. Que ces plaques donnent naissance au système musculaire principal du tronc, au moins aux muscles épisquelettiques d'Huxley, c'est ce qui est bien certain ; mais les détails du processus n'ont pas été observés.

Chez les Pérennibranches, la disposition ichthyque des muscles persiste pendant la vie tout entière dans la queue et les parties dorso-latérales du tronc. L'arrangement primitif est aussi plus ou moins conservé dans la queue des Amniotes, et on peut en dire autant pour les muscles dorso-latéraux du tronc des Lacertiens. Chez les autres Amniotes et les Anoures, les muscles dorso-latéraux se divisent en une série de muscles distincts, qui se disposent en deux couches principales. Il est probable que les muscles intercostaux appartiennent au même groupe que les muscles dorso-latéraux.

Les muscles abdominaux du tronc, même chez les Amphibiens les plus inférieurs, se divisent en plusieurs couches. Les muscles droits de l'abdomen

sont les parties les moins modifiées de ce système, et ils gardent ordinairement des traces des cloisons intermusculaires primitives, qui, chez beaucoup d'Amphibiens et de Lacertiens, persistent aussi jusqu'à un certain point dans les autres muscles abdominaux.

Au-dessous de la colonne vertébrale et des apophyses transverses, se développe, chez les Amniotes, un système de muscles qui forment une partie du système hyposquelettique d'Huxley, et que Gegenbaur a désignés sous le nom de muscles sous-vertébraux. Le développement de ce système n'a pas encore été observé ; mais à tout prendre, je suis porté à croire qu'il dérive des plaques musculaires. Cependant, Kölliker, Huxley et d'autres embryologistes pensent que les muscles dont il s'agit ont une origine indépendante de ces plaques.

On ne sait pas encore si le muscle du diaphragme doit être rangé dans la même catégorie que les muscles hyposquelettiques.

Il est probable que les muscles cutanés du tronc dérivent de cellules provenant des plaques musculaires. Kölliker, toutefois, leur assigne une origine indépendante.

Les muscles extrinsèques aussi bien que les muscles intrinsèques des membres dérivent des plaques musculaires, ainsi qu'on peut le conclure d'après leur développement chez les Élasmobranches. Kleinenberg a observé, chez les Lacertiens, une extension des plaques musculaires dans les membres, et Götte trouve que, chez les Amphibiens, la lame externe de ces plaques donne naissance aux muscles des membres.

D'un autre côté, la pénétration des plaques musculaires dans les membres n'a pas été observée chez les Vertébrés supérieurs (Kölliker). Il paraît probable, par conséquent, que par suite d'une déviation embryologique dont les cas sont si nombreux, les cellules qui, chez les Vertébrés supérieurs, donnent naissance aux muscles des membres, ne peuvent plus être suivies jusque dans leurs rapports directs avec les plaques musculaires.

Les somites et le système musculaire de la tête.

L'extension des somites jusqu'à l'extrémité antérieure du corps chez l'*Amphioxus* prouve clairement que des somites semblables à ceux du tronc existait originellement dans la région qui, par différenciation, est devenue la tête chez les Vertébrés supérieurs. Aucun Vertébré proprement dit ne montre, à l'état adulte, de traces de tels somites ; mais dans les embryons de différents Vertébrés inférieurs, on a rencontré des formations qui équivalent probablement aux somites du tronc, et qui ont été souvent mentionnées dans les précédents chapitres de ce volume. Elles ont été très complètement observées chez les Élasmobranches.

Chez les embryons d'Élasmobranches, le mésoblaste se clive d'abord, dans la région de la tête, en lames somatique et splanchnique. Entre ces lames se développent deux cavités, une de chaque côté, qui se terminent en avant vis-à-vis de l'extrémité antérieure aveugle du tube digestif et se continuent en arrière avec la cavité générale (fig. 25

A, *vp*). Je propose de les appeler *cavités céphaliques*. Les cavités des deux côtés n'ont entre elles aucune communication.

En même temps qu'un diverticule du pharynx se forme pour constituer la première fente viscérale, la cavité céphalique de chaque côté se divise en un segment situé en avant de la fente et un segment situé en arrière, et à une époque ultérieure, par suite de la formation d'une seconde fente, elle se divise en trois segments : l'un est situé en avant de la première fente ou fente hyomandibulaire : un second dans l'arc hyoïdien, entre la fente hyomandibulaire et la fente hyobranchiale ou première fente branchiale, et un troisième en arrière de cette dernière.

Le segment antérieur de la cavité céphalique s'étend en avant et se divise bientôt, sans qu'une fente viscérale intervienne, en une partie antérieure et une postérieure. La première est située près de l'œil, en avant de l'involution orale commençante ; la seconde se place tout entière dans l'arc mandibulaire.

A mesure que se forment l'un à la suite de l'autre les rudiments des fentes viscérales, la partie postérieure de la cavité céphalique se divise en segments successifs, un pour chaque arc. La cavité céphalique tout entière se divise donc de chaque côté : 1° en un segment prémandibulaire ; 2° un segment mandibulaire (Voy. fig. 36 A, *pp*) ; 3° un segment hyoïdien ; et 4° en segments pour chacun des arcs brachiaux.

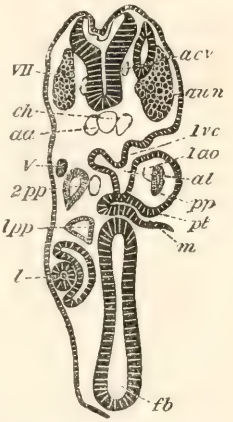


Fig. 396. — Coupe transversale de la partie antérieure de la tête d'un jeune embryon de *Pristiurus* (*).

Le premier de ces segments constitue un espace d'une étendue considérable dont les parois épithéliales sont formées de cellules columnaires assez courtes (fig. 396, 1*pp*). Il est situé tout près de l'œil, et sur une coupe transversale il a une forme circulaire ou parfois triangulaire. Les deux cavités droite et gauche se prolongent du côté ventral et se réunissent sous la base du cerveau antérieur, et cette connexion semble se maintenir pendant longtemps. Ces deux cavités sont les seules parties de la cavité générale qui, dans la tête, s'unissent du côté ventral. Le segment de la cavité céphalique qui vient d'être décrit est tellement semblable aux autres qu'il doit en être considéré comme l'homologue sérialaire.

(*) Par suite de la flexion crânienne, la coupe passe à la fois par le cerveau antérieur et le postérieur. Elle montre les cavités céphaliques prémandibulaire et mandibulaire 1*pp* et 2*pp*, etc. Elle est en outre un peu oblique d'un côté à l'autre.

fb, cerveau antérieur. — *l*, cristallin. — *m*, bouche. — *pt*, paroi supérieure de la bouche formant l'involution pituitaire. — 1*ao*, arc aortique mandibulaire. — 1*pp* et 2*pp*, première et seconde cavités céphaliques. — 1*vc*, première fente viscérale. — V, nerf de la cinquième paire. — *aun*, ganglion du nerf auditif. — *VII*, nerf de la septième paire. — *aa*, racines de l'aorte dorsale. — *acv*, veine cardinale antérieure. — *ch*, notochorde.

La division suivante de la cavité céphalique, qui, d'après sa position, peut recevoir le nom de cavité mandibulaire, offre une forme en spatule, élargie qu'elle est du côté dorsal, et continuée du côté ventral en un prolongement long et grêle, parallèle à la fente branchiale hyomandibulaire (fig. 36, *pp*). De même que l'espace précédent, elle est tapissée par un épithélium columnaire à cellules courtes.

L'arc aortique mandibulaire est situé à son côté interne (fig. 396, 2*pp*). Après s'être séparée de la partie inférieure (Marshall), la partie supérieure de cette cavité s'atrophie vers le moment où apparaissent les branchies externes. Sa partie inférieure devient aussi très étroite, mais ses parois avec leurs cellules columnaires persistent. La paroi externe ou somatique devient à la vérité très mince, tandis que l'interne s'épaissit et forme une couche composée de plusieurs rangées de longues cellules. Dans chacun des autres arcs est un segment de la cavité générale primitive, essentiellement semblable à celui que l'on trouve dans l'arc mandibulaire (fig. 397). Il semble cependant y avoir, mais seulement dans le troisième segment ou segment hyoïdien (fig. 25), une partie dorsale dilatée, qui même en ce point, disparaît rapidement après s'être séparée de la partie inférieure (Marshall). Les cavités situées dans la partie postérieure de la tête se réduisent considérablement, comme celles de la partie antérieure, bien qu'à une période sensiblement plus avancée.

Fig. 397. — Coupe horizontale de l'avant-dernier arc viscéral d'un embryon de *Pristiurus* [1].

Nous avons vu que les parties de la cavité générale situées dans la tête s'atrophient de bonne heure, excepté l'antérieure, *mais qu'il n'en est pas de même de leurs parois.* Aussi bien dans les segments dorsaux que dans les segments ventraux de ces cavités, les cellules qui en constituent les parois s'allongent et finissent par se transformer en muscles. Leur destinée exacte n'a pas été suivie dans ses détails; mais elles deviennent presque incontestablement le muscle constricteur superficiel et le muscle interbranchial (1), ainsi que probablement aussi le muscle élévateur de la mâchoire inférieure et d'autres muscles de la partie antérieure de la tête.

La cavité antérieure située près de l'œil reste sans changements beaucoup plus longtemps que les autres.

Sa destinée ultérieure est très intéressante. Dans la description que j'ai primitivement donnée de cette cavité (n° 292, p. 208), j'ai exprimé

(1) Voyez Vetter, Die Kiemen und Kiefermusculatur d. Fische *Jenaische Zeitschrift*, vol. VII).

[1] *ep*, épiblaste. — *vc*, diverticule hypoblastique qui formera les parois d'une tente viscérale. — *pp*, segment de la cavité générale dans l'arc viscéral. — *aa*, crosse aortique.

cette opinion que les muscles de l'œil dérivaient de ses parois, et la marche de ce processus a été jusqu'à un certain point observée par Marshall dans son important mémoire (n° 509).

Marshall a reconnu que la portion ventrale de cette cavité, après qu'elle s'est unie à celle du côté opposé, s'isole de l'autre partie; cependant le sort définitif n'en a pas été suivi. Chaque segment dorsal devient cupuliforme et enveloppe la face postérieure et interne de l'œil. Dans la suite, les cellules de sa paroi externe donnent naissance à trois groupes de muscles. Le groupe moyen, qui dérive aussi en partie de la paroi interne de la coupe, devient le droit interne de l'œil; le groupe dorsal forme le droit supérieur, et le ventral, le droit inférieur. L'oblique inférieur semble se développer aussi en partie aux dépens des parois de cette cavité.

Divers faits rapportés par Marshall montrent que le droit externe (comme on pouvait le prévoir d'après son innervation) n'a aucune connexion avec les parois de la cavité céphalique prémandibulaire, et, suivant cet auteur, il prend naissance près du point originellement occupé par les deuxième et troisième cavités céphaliques. Le développement de l'oblique supérieur n'a pas été établi d'une manière satisfaisante par Marshall.

Les parois des cavités dont nous venons de décrire l'histoire ont avec les nerfs crâniens des rapports définis que nous avons déjà indiqués page 424.

Des cavités céphaliques essentiellement semblables à celles des Élasmobranches ont été rencontrées dans l'embryon de Lamproie (fig. 52, *hc*), de Triton (Osborn et Scott) et de divers Reptiles (Parker).

(507) G. M. Humphry. Muscles in Vertebrate Animals (*Journ. of Anat. and Phys.* VI. 1872).

(508) J. Müller. Vergleichende Anatomie d. Myxinoiden. Part I. Osteologie u Myologie (*Akad. Wiss.* Berlin, 1834).

(509) A. M. Marshall. On the head cavities and associated nerves of Elasmobranchs (*Quart. J. of Micr. Science*, XXI. 1881).

(510) A. Schneider. Anat. u. Entwick. d. Muskelsystems d. Wirbelthiere (*Sitz. d. Oberhessischen Gesellschaft.* 1873).

(511) A. Schneider. *Beiträge z. vergleich. Anat. u. Entwick. d. Wirbelthiere.* Berlin, 1879.

Voyez aussi Götte (No. 296), Kölliker (No. 298), Balfour (No. 292), Huxley, etc.

CHAPITRE XXIII.

ORGANES EXCRÉTEURS.

Les organes excréteurs consistent en tubes enroulés ou ramifiés et souvent ciliés, pourvus d'un pore excréteur qui s'ouvre à la surface externe du corps et, en général, d'un orifice interne cilié situé dans la cavité générale. Chez les formes qui possèdent un système vasculaire proprement dit, on observe un développement particulier de capillaires autour de la partie glandulaire des organes excréteurs. Dans beaucoup de cas, les cellules glandulaires de ces organes sont remplies de concrétions d'acide urique ou de quelqu'autre produit azoté de désassimilation.

Au point de vue morphologique et physiologique, il existe une très grande similitude entre presque toutes les formes d'organes excréteurs observées dans le règne animal ; mais bien qu'il y ait beaucoup d'arguments à faire valoir pour considérer tous ces organes comme dérivés d'un prototype commun, on rencontre des difficultés considérables si l'on essaye d'établir entre eux des homologies définies.

Platyhelminthes. — Chez tous les Platyhelminthes, ces organes sont construits sur un type bien défini, et il existe également, chez les Rotifères, des organes excréteurs de même forme.

Ces organes (Fraipont, n° 513) sont plus ou moins distinctement pairs, et se composent d'un système de larges canaux fréquemment unis en réseau, qui s'ouvrent, d'une part, dans une paire de gros tubes conduisant à l'extérieur, de l'autre, dans de fins canalicules terminés par des orifices ciliés, soit dans des lacunes que laissent entre elles les cellules de tissu conjonctif (Platyhelminthes), soit dans la cavité générale (Rotifères). Les canalicules s'ouvrent directement dans les canaux plus larges sans passer par d'autres de calibre intermédiaire.

Les deux gros tubes s'ouvrent à l'extérieur, soit par une vésicule médiane contractile placée *en arrière*, soit par une paire de vésicules situées sur la face ventrale et *en avant*. Le premier type caractérise le plus grand nombre des Trématodes, des Cestodes et des Rotifères, le second, les Némertiens et quelques Trématodes. Chez les Turbellariés, la position des orifices externes du système est variable, et chez quelques Cestodes (Wagner) il existe, outre les orifices termi-

naux, des orifices latéraux sur chaque proglottis. On ne connaît pas malheureusement le mode de développement de ces organes.

Mollusques. — On rencontre ordinairement chez les Mollusques deux paires indépendantes d'organes excréteurs, dont l'une ne s'observe chez un certain nombre de formes que pendant la première période de la vie larvaire (1), et dont l'autre existe constamment chez l'adulte.

On a rencontré l'organe excréteur larvaire chez les Gastéropodes pulmonés [Gegenbaur, Fol (2), Rabl]. le Taret (Hatschek), et peut être aussi chez la Paludine, Il est situé dans la région antérieure du corps et s'ouvre de chaque côté sur la face ventrale, un peu en arrière du voile. C'est un organe purement larvaire, qui disparaît avant la fin du stade véligère. Chez les Pulmonés aquatiques, où il est le mieux développé, il se compose, de chaque côté, d'un tube en forme de V, dont le sommet, tourné du côté dorsal, présente un élargissement de la lumière du tube. L'une des branches est céphalique, ciliée, tapissée par des cellules renfermant des concrétions, et se termine par un orifice interne près de l'œil ; l'autre, pédieuse et non ciliée, s'ouvre à l'extérieur (3).

Deux manières de voir inconciliables ont été émises relativement au développement de ce système. Rabl (vol. I, n° 268) et Hatschek affirment qu'il se développe dans le mésoblaste; et d'après Rabl, il dérive, chez le Planorbe, des cellules antérieures des bandes mésoblastiques. De chaque côté, une cellule mésoblastique spéciale s'étend en deux prolongements, les rudiments des branches du futur organe. Une cavité se développe dans cette cellule et se continue dans chacune des branches, tandis que les prolongements de ces dernières sont dus à la perforation de cellules mésoblastiques.

D'après Fol, ces organes naissent, chez les Pulmonés aquatiques, un peu en arrière de la bouche, sous la forme d'une paire d'invaginations de l'épiblaste (4). Chaque invagination s'accroît d'abord dans la direction dorsale, puis, au bout d'un certain temps, se recourbe brusquement et s'étend en bas et en avant. C'est ainsi qu'elle prend une forme en V.

Suivant le même auteur, les organes excréteurs provisoires pren-

(1) Je laisse de côté un organe rénal externe qui se rencontre chez beaucoup de larves de Gastéropodes marins. Voyez vol. I, p. 262.

(2) H. Fol, Études sur le développ. des Mollusques, 3e Mém. (*Archives de Zool. expérim. et générale*, vol. VIII.)

(3) Les consciencieuses observations de Fol me semblent prouver d'une manière presque décisive que cette branche possède un orifice externe, et les données contraires établies à la page 262 du premier volume de ce traité, sur l'autorité de Rabl et de Butschli, doivent sans doute être rectifiées. M. Jourdain a récemment étudié l'organe excréteur larvaire des Limaces et lui a trouvé la forme d'un tube en siphon ouvert à ses deux extrémités (*Comptes rendus*, t. 98, p. 308, 1884). (*Trad.*).

(4) Cette origine épiblastique a été également constatée par M. P. de Meuron chez les *Helix* (*Comptes rendus*, t. 98, p. 693, 1884. (*Trad.*

nent naissance, chez les Pulmonés terrestres, de la même manière que chez les Pulmonés aquatiques ; mais ils ont la forme de simples sacs non ciliés, dépourvus d'orifices internes.

L'organe rénal permanent des Mollusques se compose typiquement d'une paire de tubes, bien que chez le plus grand nombre des Gastéropodes l'une d'elles ne se développe pas. Il est situé très en arrière de l'organe rénal provisoire.

Chaque tube, dans sa plus typique forme, s'ouvre par un entonnoir cilié dans la cavité péricardique, tandis que son orifice externe est situé sur le côté du pied. L'entonnoir péricardique conduit dans une portion glandulaire de l'organe, tapissée par des cellules remplies de concrétions. Vient ensuite une partie ciliée, d'où un canal étroit conduit à l'extérieur.

Quant au développement de cet organe, on retrouve les mêmes divergences de vues que pour celui de l'organe rénal provisoire.

D'après les observations soignées de Rabl sur le Planorbe (vol. I, n° 268), il dérive d'une masse de cellules mésoblastiques voisine de l'extrémité de l'intestin. Cette masse se creuse d'une cavité, et en même temps qu'elle se fixe à l'épiblaste sur le côté gauche de l'anus, elle acquiert un orifice externe. Son orifice interne ne s'établit qu'après la formation du cœur. La description de Fol n'est pas moins précise; mais, suivant cet auteur, le premier rudiment de l'organe naît sous la forme d'une masse solide de cellules épiblastiques. Lankester trouve que cet organe se développe, chez le *Pisidium*, comme une invagination paire de l'épiblaste, et Bobretzky le fait également dériver de l'épiblaste chez les Prosobranches marins. D'un autre côté, les observations de Bobretzky montrent (ce que je conclus de ses figures) que chez les Céphalopodes, les sacs excréteurs des organes rénaux dérivent du mésoblaste.

Bryozoaires. — Hatschek et Joliet ont trouvé chez les Bryozoaires entoproctes des organes excréteurs simples, composés d'une paire de canaux ciliés, qui s'ouvrent entre la bouche et l'anus. D'après Hatschek, qui les a d'abord rencontrés chez la larve, ces organes dérivent du mésoblaste.

Brachiopodes. — On trouve, chez les Brachiopodes, une ou rarement deux (*Rhynchonella*) paires de canaux pourvus d'un orifice péritonéal aussi bien que d'un orifice externe. Ils servent sans aucun doute de conduits excréteurs des glandes génitales; mais leur structure montre avec évidence qu'ils sont de même nature que les organes excréteurs que nous allons décrire chez les Chétopodes. Le développement n'en a pas encore été observé.

Chétopodes. — Les Chétopodes nous offrent deux formes d'organe excréteur. L'une de ces formes se rencontre constamment ou presque constamment chez l'adulte, et se compose typiquement d'une paire

de tubes enroulés qui se répètent dans chaque segment. Chaque tube a un orifice interne, situé en général dans le segment qui précède celui dans lequel se trouvent la plus grande partie de l'organe et son orifice externe.

On observe dans la structure de ces organes de grandes variations, dont nous ne pouvons parler ici. On remarquera cependant que l'orifice interne peut manquer, mais qu'il peut aussi y en avoir *plusieurs pour chaque organe* (*Polynoe*). En outre, Eisig (n° 512) a trouvé, chez les Capitellidés, plusieurs paires de tubes excréteurs sur chacun des segments postérieurs.

La seconde forme d'organe excréteur n'a été rencontrée jusqu'ici que dans la larve de *Polygordius*, et la description en sera mieux placée à côté du développement du système excréteur de ce type de Ver.

Le mode de formation des tubes excréteurs des Chètopodes est encore entouré de beaucoup d'incertitude. Kowalevski (n° 277) conclut de ses observations sur les Oligochètes qu'ils se développent comme des excroissances de la couche épithéliale qui recouvre la face postérieure des cloisons, et qu'ils se relient secondairement à l'épiderme.

Hatschek trouve qu'ils naissent, chez le *Criodrilus*, d'un épaississement linéaire continu du mésoblaste somatique, immédiatement au-dessous de l'épiderme, et au-dessus de la bande ventrale de muscles longitudinaux. Ils se divisent ensuite en cordons en forme d'S, dont chaque extrémité antérieure est située en avant d'une cloison et consiste d'abord en une seule grosse cellule, tandis que la partie postérieure se continue dans le segment situé en arrière. Ces cordons sont recouverts par un revêtement péritonéal, qui les enveloppe encore dans le stade suivant, alors qu'ils sont parvenus dans la cavité générale. Plus tard ils se creusent d'une lumière, et leur extrémité postérieure s'ouvre au dehors. On n'a pas encore suivi la formation des orifices internes.

Kleinenberg est porté à croire que les tubes excréteurs dérivent de l'épiblaste ; mais il dit qu'il n'en a pas observé le développement d'une manière satisfaisante.

Les observations d'Eisig (n° 512) sur les Capitellidés viennent appuyer l'opinion de Kowalevsky, que les tubes excréteurs tirent leur origine du revêtement de la cavité péritonéale.

Hatschek (n° 514) a donné une très intéressante description du développement du système excréteur chez le *Polygordius*.

Ce système commence à se former pendant que la larve appartient encore au stade trochosphère (fig. 398, *nph*), et consiste en un organe excréteur provisoire situé en avant de la partie du corps qui doit se segmenter, et dont la position est la même que celle de l'organe excréteur provisoire que l'on rencontre chez quelques larves de Mollusques (Voy. p. 627).

Hatschek regarde avec quelque apparence de raison, les organes excréteurs provisoires de *Polygordius* comme les homologues de ceux des Mollusques.

A son premier stade, l'organe excréteur provisoire de *Polygordius* se compose d'une paire de tubes ciliés simples, pourvus chacun d'un orifice infundibuliforme antérieur situé au milieu des cellules mésoblastiques, et d'un orifice externe postérieur. Le dernier se trouve immédiatement en avant de la partie qui deviendra plus tard la région segmentée de l'embryon. Avant la segmentation de la larve, un second orifice interne se forme pour chaque tube (fig. 398, *nph*), et les deux orifices ainsi formés peuvent finalement se subdiviser en cinq (fig. 399 A), qui communiquent tous avec l'extérieur par un pore unique (1).

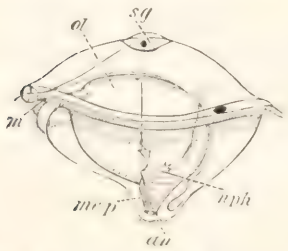


Fig. 398. — Larve de *Polygordius* (d'après Hatschek) (*).

Après la segmentation de la région postérieure de l'embryon, des organes excréteurs pairs apparaissent dans chacun des segments formés ; mais la description que Hatschek donne de leur développement est tellement singulière que je ne pense pas qu'elle puisse être acceptée définitivement sans confirmation ultérieure.

Du point de rencontre des deux branches principales du rein de la larve, se développe en arrière (fig. 399 B), vers l'extrémité posté-

1 M. J. Fraipont (*) a repris l'étude de cet appareil excréteur provisoire chez le *Polygordius neapolitanus*. Contrairement aux données de Hatschek, il a constaté que *le canal excréteur n'est pas en communication directe avec la cavité du corps par l'intermédiaire de l'entonnoir*. M. Fraipont décrit la manière dont sont constitués ces prétendus entonnoirs, et il pense, d'après les figures mêmes de Hatschek, qu'ils offrent la même disposition dans la forme décrite par le naturaliste hongrois.

Cherchant à interpréter la signification morphologique de ces organes terminaux du « rein céphalique » de *Polygordius*, l'auteur ne croit pas qu'il soit possible de les identifier avec les entonnoirs vibratiles des Rotifères et des Platyhelminthes, avec lesquels ils n'ont qu'une ressemblance éloignée et superficielle. Suivant lui, les canalicules (3 à 6) terminés en culs-de-sac qui soutiennent la membrane de ces entonnoirs, et qui ne sont pas de simples côtes comme le supposait Hatschek, représentent les restes du système des canaux de deuxième grandeur qui existent chez beaucoup de Rotifères et chez presque tous les Platyhelminthes. Les fins canalicules que l'on observe chez ces derniers n'apparaîtraient plus chez le *Polygordius*, pas plus qu'ils n'existent chez les Rotateurs. Quant aux vrais entonnoirs qui mettent la cavité ou les cavités du corps en communication avec l'appareil excréteur chez tous les Rotifères et la plupart des Platodes, ils sont atrophiés chez le *Polygordius* et n'apparaissent plus à aucune période du développement.

En résumé, d'après M. Fraipont, les entonnoirs de la larve de *Polygordius* ne peuvent être assimilés aux entonnoirs péritonéaux des Rotateurs et des Platyhelminthes, et ils sont homologues à une partie des canalicules excréteurs de ceux-ci. (*Trad.*)

(*) *Archives de Biologie*, t. V, p. 103 (1884).

(*) *m*, bouche. — *sg*, ganglion sus-œsophagien. — *nph*, néphridie. — *mcp*, bande mésoblastique. — *an*, anus. — *ol*, estomac.

rieure du premier segment, un tube très délicat indiqué seulement par son conduit cilié, ses parois n'étant pas encore différenciées. Un entonnoir qui conduit dans la partie céphalique de la cavité générale de la larve, se forme près de l'extrémité antérieure de ce tube, dont l'extrémité postérieure acquiert ensuite un orifice externe, en même temps que ses parois deviennent distinctes. La communication avec l'organe excréteur provisoire disparaît alors, et le tube excréteur du premier segment se trouve constitué.

Les tubes excréteurs se forment, dans le second segment ainsi que dans ceux qui suivent, de la même manière que dans le premier, c'est-à-dire par le prolongement de la lumière de l'extrémité postérieure du tube excréteur du segment précédent, et la séparation ultérieure de cette partie en un tube distinct.

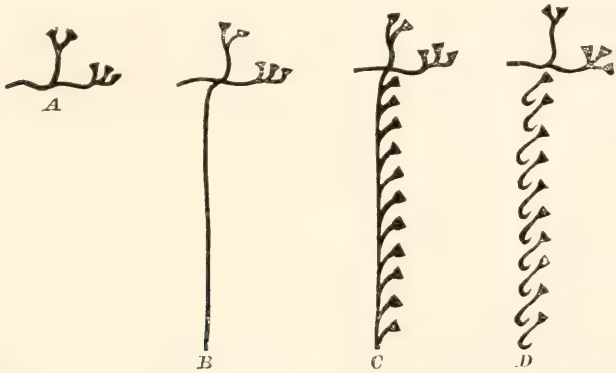


Fig. 399. — Diagramme représentant le développement du système excréteur de *Polygordius* (d'après Hatschek).

Ce tube peut se continuer avec un trajet sinueux dans plusieurs segments sans offrir de parois définies. Les orifices externe et interne des tubes excréteurs définitifs se forment donc secondairement. Les orifices internes s'ouvrent dans la cavité générale permanente. La figure 399 C et D représente d'une manière schématique le développement des tubes excréteurs définitifs.

L'organe excréteur provisoire s'atrophie pendant la vie larvaire.

Si le développement du système excréteur de *Polygordius* est exactement décrit par Hatschek, ce système a dû évidemment être le siége d'importantes modifications secondaires. La description de cet auteur suppose, en effet, que de l'organe excréteur antérieur, et pendant qu'il est pourvu de son orifice externe propre, pousse un conduit postérieur qui ne communique ni avec l'extérieur, ni avec la cavité générale ! Un tel conduit ne pourrait remplir aucune fonction. On conçoit : 1° que l'organe excréteur antérieur conduise dans un canal longitudinal ouvert en arrière ; qu'il se forme ensuite sur ce

canal une série d'orifices secondaires ouverts dans la cavité générale ; que pour chaque orifice interne il s'en forme ultérieurement un externe, et qu'enfin cet ensemble se divise en tubes séparés ; ou bien 2° qu'en arrière d'un organe excréteur provisoire antérieur, il puisse se former une série de tubes segmentaires indépendants secondaires. Mais ni l'un ni l'autre de ces deux modes de développement ne peut se déduire de la description de Hatschek.

Géphyriens. — Les Géphyriens peuvent présenter trois formes d'organes excréteurs, dont deux ont été rencontrées chez l'adulte, tandis que la troisième, qui ressemble par sa position et parfois aussi par sa structure à l'organe excréteur provisoire du *Polygordius*, n'a été jusqu'ici observée que chez les larves d'Echiure et de Bonellie.

Chez tous les Géphyriens, les « tubes bruns » paraissent être les homologues des tubes excréteurs segmentaires des Chétopodes. Il semble que leur principale fonction soit de conduire au dehors les produits de la génération. On n'observe, chez la Bonellie, qu'un seul tube profondément modifié, qui sert en même temps d'oviducte et d'utérus ; il en existe une paire chez les Géphyriens inermes, et deux ou trois paires chez la plupart des Géphyriens armés, la Bonellie exceptée. Le développement n'en a pas été étudié.

En outre, il existe toujours, chez les Géphyriens armés, une paire d'organes excréteurs situés en arrière, qui s'ouvrent chez l'adulte dans l'extrémité anale du tube digestif et qui sont pourvus de nombreux entonnoirs péritonéaux ciliés. D'après Spengel, ces organes naîtraient, chez la Bonellie, sous la forme d'excroissances de l'intestin ; mais Hatschek (n° 515) trouve que, chez l'Echiure, ils proviennent du mésoblaste somatique de la partie terminale du tronc. Bientôt ils se creusent d'une cavité, et après s'être fixés à l'épiblaste de chaque côté de l'anus, ils acquièrent des orifices externes. Ils sont d'abord dépourvus d'entonnoirs péritonéaux ; mais bientôt ceux-ci se développent à leur extrémité interne, aux dépens d'un anneau de cellules, et il n'existe d'abord pour chaque vésicule qu'un seul entonnoir. On n'a pas observé le mode d'accroissement des entonnoirs, ni établi la manière suivant laquelle les organes se fixent sur l'extrémité postérieure de l'intestin.

L'organe excréteur provisoire de l'Echiure se développe à l'un des premiers stades et joue un rôle fonctionnel pendant toute la vie larvaire. Il forme d'abord, de chaque côté, un tube cilié, situé en avant de la partie de la larve qui deviendra le tronc de l'adulte. Il s'ouvre à l'extérieur par un pore ventral très étroit, immédiatement en avant de l'une des bandes mésoblastiques, et semble constitué par des cellules perforées. Il se termine en dedans par un léger renflement qui représente l'entonnoir cilié interne normal. L'organe excréteur primitivement simple devient plus tard très complexe, par

suite de la formation de nombreuses branches, dont chacune se termine par une extrémité un peu renflée. Pendant les stades larvaires ultérieurs, ces branches forment un véritable réseau, et l'extrémité interne de chacune des principales d'entre elles se divise en une touffe de tubes fins. L'organe tout entier ressemble sous beaucoup de rapports à l'organe excréteur des Platyhelminthes (1).

Spengel a décrit, chez la larve de Bonellie, une paire de tubes excréteurs provisoires qui s'ouvrent près de l'extrémité antérieure du corps, et qui sont probablement les homologues de ceux de l'Echiure (Voy. t. I, fig. 179 C, *se*).

Discophores. — De même que dans un grand nombre des types dont nous avons parlé jusqu'ici, il peut y avoir, chez les Discophores, des organes excréteurs permanents et des organes excréteurs provisoires. Les premiers présentent ordinairement un arrangement segmentaire et ressemblent à beaucoup d'égards aux tubes excréteurs des Chétopodes. Ils peuvent être pourvus d'un entonnoir péritonéal (*Nephelis*, *Clepsine*) ou manquer d'orifice interne (*Hirudo*).

Bourne (2) a montré que les cellules qui entourent le conduit principal chez la Sangsue médicinale sont traversées par un très remarquable réseau de canalicules, et la structure de ces organes chez la Sangsue est tellement particulière, qu'on n'en doit admettre qu'avec une sage réserve l'homologie avec les organes excréteurs des Chétopodes.

D'après Whitman, les tubes excréteurs de Clepsine se développent dans le mésoblaste.

On trouve dans les embryons de *Nephelis* et d'*Hirudo* des organes excréteurs provisoires remarquables, dont l'origine et l'histoire n'ont pas encore été complètement établies. Chez les Néphélis, ils apparaissent au côté dorsal de l'embryon sous le forme d'une (selon Robin), ou (selon Bütschli) de deux paires successives de tubes contournés qui dérivent, d'après le dernier auteur, des cellules mésoblastiques disséminées sous les téguments. Lorsqu'ils sont complètement développés, ils s'étendent, suivant Robin, depuis la tête jusque près de la ventouse anale. Chacun de ces tubes a la forme d'un U dont l'extrémité ouverte

(1) D'après M. Fraipont (*), les tubes fins ramifiés de l'appareil excréteur provisoire de l'Echiure sont homologues aux canalicules en culs-de-sac des entonnoirs du même appareil chez la larve de *Polygordius*, et les renflements pleins qui terminent chaque ramuscule chez l'Echiure représentent les véritables entonnoirs vibratiles terminaux des Rotifères et des Platyhelminthes. La seule différence qui séparerait le « rein céphalique » du *Polygordius* de celui de l'Echiure, c'est que chez celui-ci, les fins canalicules ne sont pas réunis par une membrane comme chez le premier (où cette membrane peut d'ailleurs être rudimentaire), et que des vestiges des entonnoirs terminaux persistent, tandis qu'ils n'apparaissent plus à aucun moment du développement dans le « rein céphalique » du *Polygordius*. (*Trad*).

(2) On the Structure of the Nephridia of the Medicinal Leech (*Quart. Journ. of Micros. Science*, vol. XX, 1880).

(*) Travail cité p. 630, note 1.

est antérieure, et dont chaque branche est formée de deux tubes qui s'unissent en avant. Aucun orifice externe n'a été observé d'une manière certaine. Fürbringer incline à penser, d'après ses propres recherches, qu'ils s'ouvrent latéralement. Ils contiennent un liquide clair.

Leuckart a décrit, chez l'*Hirudo*, trois paires semblables d'organes dont il a complètement fait connaître la structure. Ils sont situés dans la partie postérieure du corps, et chacun d'eux commence par un renflement d'où part un tube contourné qui se dirige en arrière sur une certaine longueur, puis revient en avant pour se recourber sur lui-même et s'ouvrir à l'extérieur. La partie antérieure se résout en une sorte de réseau labyrinthiforme.

Les organes excréteurs provisoires des Sangsues ne peuvent être identifiés avec les organes provisoires antérieurs de *Polygordius* et d'Echiure.

Arthropodes. — Le *Peripatus* est la seule forme, parmi les Arthropodes, qui soit pourvue d'organes d'excrétion disposés sxr le type des organes excréteurs segmentaires des Chétopodes (1).

Ces organes sont situés à la base des pieds, dans les divisions latérales de la cavité générale, et sont séparés de la division médiane principale de cette cavité par des cloisons longitudinales formées de muscles transversaux.

Chaque organe complètement développé se compose de trois parties : 1° D'une vésicule renflée qui s'ouvre au dehors à la base d'un pied ; 2° d'un tube glandulaire enroulé, uni à cette vésicule et subdivisé en plusieurs petits segments ; 3° d'une courte portion terminale qui s'ouvre à une extrémité dans le tube enroulé, et à l'autre, à ce que je crois, dans la cavité générale. Cette dernière partie devient très apparente sous l'influence des réactifs colorés, par suite de l'énergie avec laquelle les noyaux de ses parois fixent la matière colorante.

Chez la plupart des Trachéates, les organes d'excrétion affectent la forme des tubes dits de Malpighi, qui naissent constamment (Voy. vol. I) comme une paire de diverticules du proctodœum épiblastique. D'après leur mode de développement, on peut les comparer aux vésicules anales des Géphyriens, bien que dans l'état actuel de nos connaissances une semblable assimilation soit assez hypothétique.

La glande antennaire et la glande du test des Crustacés, et peut-être aussi l'organe dorsal de diverses larves du groupe, paraissent être des organes d'excrétion, et les deux premiers ont été considérés par Claus et Grobben comme appartenant au même système que les tubes excréteurs segmentaires des Chétopodes.

Nématodes. — On rencontre, chez les Nématodes, des tubes excréteurs pairs qui s'étendent dans la ligne dite latérale sur toute la longueur

1 Voyez F. M. Balfour, On certain points in the Anatomy of *Peripatus Capensis* (*Quart. Journ. of Microsc. Science*, vol. XIX, 1879).

du corps, et s'ouvrent en avant par un pore ventral commun. Ils ne semblent pas communiquer avec la cavité générale, et le développement n'en a pas été étudié.

On sait peu de chose soit sur la structure, soit sur le développement des organes d'excrétion des Echinodermes et des autres types d'Invertébrés qui n'ont pas été jusqu'ici mentionnés dans ce chapitre.

Organes excréteurs et conduits génitaux des Crâniotes.

Il conviendrait peut-être de séparer l'histoire des organes d'excrétion de celle des conduits génitaux ; mais ces parties sont en connexion si intime chez les Vertébrés, puisque dans quelques cas le même conduit remplit à la fois une fonction génitale et une fonction urinaire, que cette séparation est impossible.

Les organes d'excrétion des Vertébrés se composent de trois corps glandulaires différents et de leurs conduits excréteurs. Ce sont :

1° Un petit corps glandulaire pourvu ordinairement d'un ou de plusieurs entonnoirs ciliés qui s'ouvrent dans la cavité générale par un orifice près duquel fait saillie, dans cette cavité, un glomérule vasculaire. Il est situé très en avant et reçoit habituellement le nom de rein céphalique, bien qu'il soit peut-être préférable de le désigner, d'après la nomenclature de Lankester, sous celui de *pronephros*. Son canal excréteur, qui est le point de départ des conduits génitaux et urinaires, sera appelé *canal segmentaire*.

2° Le corps de Wolff ou *mesonephros*. Il se compose d'une série de tubes glandulaires (les *tubes segmentaires*) qui offrent d'abord (à quelques exceptions près) un arrangement segmentaire, et qui s'ouvrent primitivement, à une extrémité, dans la cavité générale par un orifice en entonnoir, à l'autre, dans le canal segmentaire. Chez beaucoup de formes, ce dernier se divise longitudinalement en deux parties, dont l'une reste ensuite unie aux tubes segmentaires et forme le *canal de Wolff* ou *du mesonephros*, tandis que l'autre devient le *canal de Müller*.

3° Le rein proprement dit ou *metanephros*. Cet organe ne se rencontre complètement différencié que chez les Amniotes. Son conduit excréteur est un diverticule du canal de Wolff.

Les organes dont nous venons de parler ne coexistent en pleine activité chez aucun membre adulte des Vertébrés actuellement vivants, bien qu'on les rencontre tous en même temps chez certains embryons. Ils ont entre eux des rapports si intimes qu'il est impossible d'en parler séparément d'une manière satisfaisante.

Élasmobranches. — Le système excréteur des Élasmobranches n'est nullement le plus primitif que l'on connaisse ; mais il peut servir avantageusement de point de départ pour l'étude des modifications du système dans les autres groupes. Parmi les particularités qu'il pré-

sente, la plus remarquable est l'absence d'un pronéphros. Le développement du système excréteur des Élasmobranches a surtout été étudié par Semper et par moi.

Le premier rudiment du système se montre sous la forme d'une protubérance mésoblastique qui s'élève de la masse cellulaire intermédiaire, à peu près au niveau de l'extrémité postérieure du cœur (fig. 400 A, *pd*). Cette protubérance est le rudiment de l'orifice abdominal du canal segmentaire, et il en part en arrière, jusqu'au niveau de l'anus, un cordon solide de cellules qui constitue le rudiment du

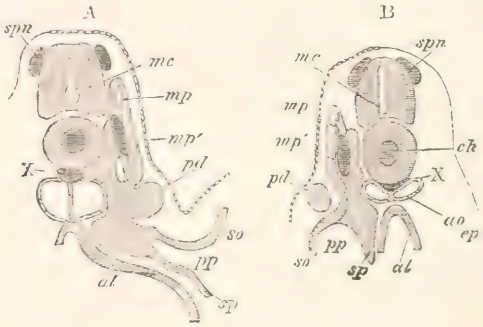


Fig. 400. — Coupes transversales d'un embryon de *Pristiurus* ayant trois fentes viscérales (*).

canal segmentaire lui-même (fig. 400 B. *pd*). La protubérance fait saillie vers l'épiblaste, et le cordon qui lui est relié s'étend entre le mésoblaste et l'épiblaste. La protubérance et le cordon ne restent pas longtemps solides ; la première acquiert un orifice qui s'ouvre dans la cavité générale (fig. 436, *sd*) et se continue avec une lumière que l'on voit apparaître dans le cordon (fig. 401, *sd*). Cette protubérance est la seule formation qui puisse être regardée comme un rudiment du pronéphros.

Pendant que peu à peu une lumière se creuse dans le cordon, les tubes segmentaires du mésonéphros se constituent. Ils semblent naître comme des différenciations de cette partie des plaques latérales primitives de mésoblaste, qui est située entre l'extrémité dorsale de la cavité générale et la plaque musculaire (fig. 401, *st*), (1) et que l'on

(1) Dans mon mémoire primitif sur le développement de ces tubes, je les ai considérés comme des invaginations de l'épithélium péritonéal. A la suite de ses recherches

* Ces coupes montrent le développement du canal segmentaire *pd* ou conduit primitif du pronéphros. En A, la plus antérieure des deux coupes, celui-ci apparaît comme une protubérance pleine *pd* qui se dresse vers l'épiblaste. On voit en B une coupe transversale du cordon qui, né de la protubérance en A, s'est développé en arrière.

spn, rudiment de nerf spinal. — *mc*, canal médullaire. — *ch*, notochorde. — X, tige subnotochordale. — *mp*, plaque musculaire. — *mp'*, portion de plaque musculaire particulièrement développée. — *ao*, aorte dorsale. — *pd*, canal segmentaire. — *so*, somatopleure. — *sp*, splanchnopleure. — *pp*, cavité générale. — *ep*, épiblaste. — *al*, tube digestif.

désigne ordinairement sous le nom de masse cellulaire intermédiaire.

D'abord très étroite, la lumière des tubes segmentaires acquiert bientôt une largeur considérable. Elle semble se former à la place même qu'occupait cette partie de la cavité générale qui s'avançait dans la masse cellulaire intermédiaire, et qui, au début, unissait la portion de cette cavité située dans les plaques musculaires à la cavité générale définitive. Chaque tube s'ouvre à son extrémité inférieure dans la partie dorsale de la cavité générale (fig. 401, *st*), en même temps qu'il se replie obliquement en arrière autour du bord interne et dorsal du canal segmentaire, près duquel il se termine par une extrémité qui est d'abord aveugle.

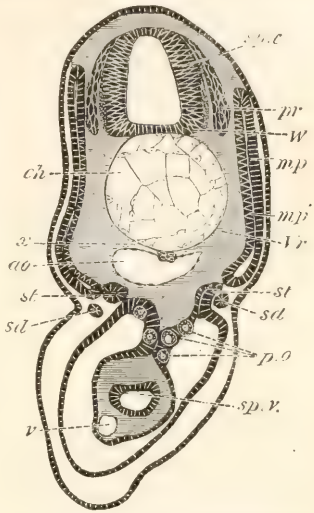


Fig. 401. — Coupe transversale du tronc d'un embryon de *Scyllium* un peu plus jeune que celui représenté dans la figure 34 F (*).

Il se développe pour chaque somite un tube segmentaire (fig. 281), et la série de ces tubes commence immédiatement en arrière de l'orifice abdominal du canal segmentaire et finit quelques segments en arrière de l'anus. Aussitôt après la formation des tubes segmentaires, leur extrémité aveugle vient se mettre en contact avec le canal segmentaire ; elle s'y ouvre, et chacun d'eux se divise en quatre segments : 1° un segment qui porte l'orifice péritonéal et qu'on désigne sous le nom d'entonnoir péritonéal ; 2° une vésicule dilatée dans laquelle s'ouvre la première ; 3° un tube contourné qui naît de la vésicule et se termine dans 4° un segment plus large ouvert dans le canal segmentaire. En même temps, ou un peu avant, chacun des canaux segmentaires s'unit à l'une des cornes du cloaque et s'y ouvre ; de plus, il abandonne la position qu'il occupait entre l'épiblaste et le mésoblaste pour venir se placer près de l'épithélium qui tapisse la cavité générale (fig. 395, *sd*). La figure 402 représente d'une manière schématique les caractères généraux des organes excréteurs à cette période. Dans cette figure, *pd* désigne le canal segmentaire et *o* son orifice abdominal ; *st* indique les tubes segmentaires, dont les détails de structure ne sont

sur le Poulet, Sedgwick (n° 549) a été amené à douter de l'exactitude de cette donnée, et après un nouvel examen de mes préparations, il parvint aux résultats exposés dans le texte, et que je suis maintenant moi-même disposé à accepter.

(*) *sp.c*, canal médullaire. — *W*, substance blanche de l'axe nerveux. — *pr*, racines nerveuses postérieures. — *ch*, notochorde. — *x*, tige subnotochordale. — *ao*, aorte. — *mp*, plaque musculaire. — *mp'*, couche interne de la plaque musculaire, déjà convertie en muscles. — *Vr*, rudiment de corps vertébral. — *st*, tube segmentaire. — *sp.v*, valvule spirale. — *v*, veine sous-intestinale. — *sd*, canal segmentaire. — *p.o*, cellules germinatives primitives.

pas représentés. Le mésonéphros forme donc à cette période une glande allongée, composée d'une série de tubes pelotonnés distincts, dont les extrémités s'ouvrent, pour chacun d'eux, l'une dans la cavité générale, l'autre dans le canal segmentaire ; celui-ci constitue l'unique conduit excréteur du système et communique en avant avec la cavité générale, en arrière avec le cloaque.

Le premier changement important affecte le canal segmentaire, qui se divise suivant sa longueur en deux canaux complets chez la femelle, et en un canal complet et des portions d'un second chez le mâle. La manière dont se fait cette division est schématiquement représentée

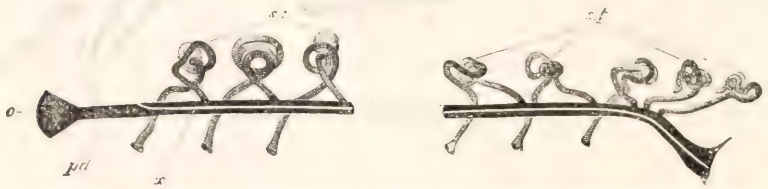


Fig. 402. — Diagramme représentant la disposition primitive du rein chez un embryon d'Élasmobranche (*).

dans la figure 402 par la ligne claire x, et sur des coupes transversales dans les fig. 403 et 404. Les deux canaux qui en résultent sont : 1° le canal de Wolff ou du mésonéphros (*wd*) en dessus, qui reste en continuité avec les tubes excréteurs de l'organe, et 2°, en dessous, l'oviducte ou canal de Müller chez la femelle, et les rudiments de ce canal chez le mâle. La formation de ces conduits chez la femelle est amenée par ce fait (fig. 404), que sur toute la longueur du canal segmentaire primitif, excepté dans sa portion antérieure, un cordon presque solide de cellules se sépare peu à peu sur le côté ventral de ce canal : ce cordon est le canal de Müller (*md*). Une très petite portion de la lumière du canal segmentaire primitif se continue peut-être dans ce cordon; mais en tous cas, il se creuse bientôt d'une large cavité (fig. 404 A). La partie antérieure du canal segmentaire ne se divise pas ; elle reste en continuité avec le canal de Müller, et son pore antérieur en forme l'orifice péritonéal permanent (1) (fig. 402). Le reste du canal segmentaire (après la perte de son segment antérieur et de la partie qui s'en est séparée sur son côté ventral) constitue le canal de Wolff. Le pro-

(1) Cinq ou six tubes segmentaires correspondent à la partie antérieure indivise du canal segmentaire, qui forme l'extrémité antérieure du canal de Müller; mais ils paraissent s'atrophier de très bonne heure sans se fixer nettement sur le canal segmentaire.

(*) *pd*, canal segmentaire ; il s'ouvre en *o* dans la cavité générale et à son autre extrémité dans le cloaque. — *x*, ligne suivant laquelle s'opère la division du canal segmentaire en le canal de Wolff en dessus et le canal de Müller en dessous. — *t*, tubes segmentaires ; ils s'ouvrent à une extrémité dans la cavité générale, à l'autre dans le canal segmentaire.

cessus de formation de ces canaux chez le mâle diffère de celui que l'on observe chez la femelle principalement par ce fait, que la partie antérieure indivise du canal segmentaire, qui forme l'extrémité antérieure du canal de Müller, est plus courte, et que le cordon de cellules par lequel elle se continue est incomplet dès le début.

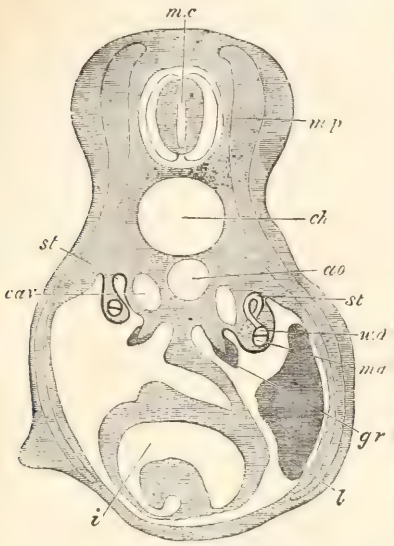


Fig. 403. — Coupe transversale schématique d'un embryon de *Scyllium*, montrant la formation des canaux de Wolff et de Müller par division longitudinale du canal segmentaire (*).

Fig. 404. — Quatre coupes transversales de la partie antérieure du canal segmentaire d'un embryon femelle de *Scyllium canicula* (**).

Les tubes segmentaires du mésonéphros éprouvent des modifications ultérieures importantes. La vésicule située à l'extrémité de chacun des entonnoirs péritonéaux envoie en avant, vers le tube précédent, un bourgeon qui s'unit au quatrième segment de ce tube près de son orifice dans le canal de Wolff (fig. 405, *px*). Le reste de la vésicule se transforme en un corpuscule de Malpighi (*mg*). Du premier de ces processus résulte un tube qui unit deux segments successifs du mésonéphros, et bien que chez l'adulte ce tube soit en partie atrophiée (ou ne soit représenté que par une bande fibreuse) dans la portion antérieure

(*) *mc*, canal médullaire. — *mp*, plaque musculaire. — *ch*, notochorde. — *ao*, aorte. — *cav*, veine cardinale. — *st*, tube segmentaire. Du côté gauche, la coupe passe par l'orifice d'un tube segmentaire dans la cavité générale. L'orifice est représenté à droite par des lignes ponctuées, et la coupe rencontre l'orifice du tube segmentaire dans le canal de Wolff. — *w.d*, canal de Wolff. — *md*, canal de Müller. La coupe est menée par le point où le canal segmentaire vient de se séparer de celui de Wolff. — *gr*, bourrelet germinatif avec son épithélium germinatif épaissi. — *l*, foie. — *i*, intestin avec sa valvule spirale.

(**) La figure montre comment le canal segmentaire se divise en le canal de Wolff ou conduit du mésonéphros en dessus et le canal de Müller ou oviducte en dessous.

wd, canal de Wolff ou conduit du mésonéphros. — *od*, canal de Müller ou oviducte. — *sd*, canal segmentaire.

et très probablement aussi dans la portion postérieure des organes d'excrétion, il semble cependant presque certain que les corpuscules de Malpighi secondaires et tertiaires de la plupart des segments naissent de son extrémité aveugle persistante. Chacun de ces corpuscules malpighiens secondaires et tertiaires est en connexion avec un tube pelotonné (fig 406, *a. mg*), qui naît également du conduit réunissant deux à deux les tubes segmentaires, et débouche par conséquent dans le tube primaire près de son embouchure dans le canal segmentaire. Par suite de la formation de tubes accessoires, la constitution des segments du mésonéphros devient très compliquée.

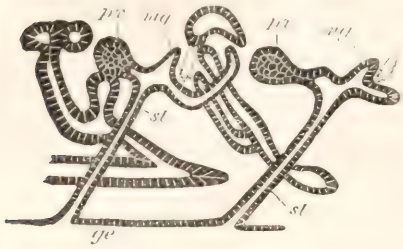


Fig. 405. — Coupe verticale longitudinale d'une partie du mésonéphros d'un embryon de *Scyllium* (*).

En s'accroissant d'une manière continue, surtout dans les segments

Fig. 406. — Trois segments de la partie antérieure du mésonéphros d'un embryon de *Scyllium canicula* presque arrivé à maturité, vus par transparence (**).

postérieurs, la troisième portion de chaque tube devient très volumineuse et très enroulée.

Les caractères généraux d'un segment encore incomplètement développé du mésonéphros se voient dans la fig. 406. Il commence par un orifice péritonéal de forme un peu ovalaire (*st. o*), qui conduit immédiatement dans un tube étroit, le tube segmentaire; celui-ci se

(*) La figure renferme deux exemples du bourgeonnement de la vésicule d'un tube segmentaire (laquelle forme un corpuscule de Malpighi dans son propre segment) pour s'unir au tube situé dans le segment précédent, près de son embouchure dans le canal de Wolff (conduit du mésonéphros).

ge, épithelium de la cavité générale. — *st*, entonnoir péritonéal de tube segmentaire avec son orifice péritonéal. — *mg*, corpuscule de Malpighi. — *px*, bourgeon de ce corpuscule s'unissant au segment précédent.

** On voit dans deux segments une bande fibreuse qui s'étend d'un corpuscule de Malpighi primaire à un corpuscule secondaire, et qui est le reste du bourgeon émis par le corpuscule primaire.

st.o, entonnoir péritonéal. — *p.mg*, corpuscule malpighien primaire. — *a.mg*, corpuscule malpighien accessoire. — *w.d*, conduit du mésonéphros (canal de Wolff).

dirige plus ou moins obliquement en arrière, superficiellement par rapport au canal de Wolff (*w. d*), et s'ouvre dans un corpuscule de Malpighi (*p. mg*) à l'extrémité antérieure d'un peloton isolé de tubes glandulaires. Ce peloton forme la troisième portion de chaque segment et sort d'un glomérule de Malpighi. Il se compose d'un nombre considérable de circonvolutions assez bien définies, et après s'être uni avec les tubes d'un, deux ou d'un plus grand nombre (selon le volume du segment) de corpuscules malpighiens accessoires (*a. mg*) plus petits que celui dans lequel pénètre le tube segmentaire, il s'ouvre enfin par un tube collecteur assez étroit dans le canal de Wolff, à l'extrémité postérieure du segment. Chaque segment est probablement isolé d'une manière complète des segments adjacents, *et ne présente jamais plus d'un entonnoir péritonéal, ni plus d'une communication avec le canal de Wolff.*

Il n'y a eu jusqu'ici aucune distinction à établir entre les tubes antérieurs et les tubes postérieurs du mésonéphros, qui s'ouvrent également dans le canal de Wolff. Mais chez quelques espèces, les conduits collecteurs d'un grand nombre de tubes postérieurs (dix ou onze chez le *Scyllium canicula*) s'allongent, chevauchent l'un sur l'autre et s'ouvrent finalement à peu près au même niveau par des orifices (qui ordinairement ne sont pas aussi nombreux que les tubes) dans la partie postérieure du canal de Wolff chez la femelle, et dans le sinus urogénital formé par la réunion des portions terminales des canaux de Wolff chez le mâle; tandis que chez d'autres espèces, ces conduits se modifient par un processus particulier de division du canal de Wolff, de manière à verser de chaque côté le produit de leur sécrétion dans un conduit unique, qui s'ouvre en un point dont la position correspond à celle des conduits multiples des espèces précédentes. Dans les deux cas, les segments rénaux postérieurs modifiés réprésentent probablement le rein définitif ou métanéphros des Amniotes; par suite, les tubes collecteurs, qu'ils soient en nombre multiple ou simple, seront désignés sous le nom d'uretères. Les tubes antérieurs de l'organe excréteur primitif conservent leur relation première avec le canal de Wolff, et forment le corps de Wolff définitif ou mésonéphros.

Séparées à l'origine, les portions terminales des canaux de Wolff se réunissent constamment et forment un cloaque urinaire, qui s'ouvre par un orifice unique au sommet de la papille médiane située derrière l'anus. Quelques-uns des orifices péritonéaux des tubes segmentaires s'oblitèrent chez le *Scyllium;* dans d'autres cas, c'est la totalité.

Les tubes segmentaires antérieurs subissent, chez le mâle, des transformations remarquables et entrent en connexion avec les testicules. Des trois ou quatre premiers, ou même d'un plus grand nombre, de ces tubes, semblent partir des branches (non probablement de leurs orifices péritonéaux), qui gagnent la base du testicule; elles

se réunissent en ce point en un canal longitudinal, forment un réseau, et reçoivent le produit de sécrétion des ampoules testiculaires (fig. 408, *nt*). Ces canalicules, les *vasa efferentia* (canaux efférents), conduisent la liqueur séminale vers le corps de Wolff ; mais avant de

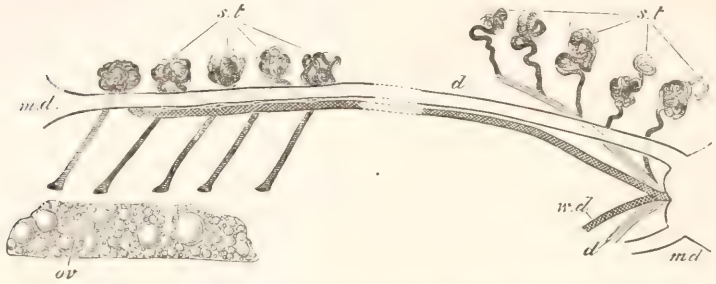


Fig. 407. — Diagramme représentant la disposition de l'appareil urogénital chez un Élasmobranche femelle adulte (*).

s'ouvrir dans les tubes de ce corps, ils se réunissent en un canal appelé *canal longitudinal du corps de Wolff* (*lc*), d'où partent des conduits en même nombre que les *vasa efferentia*, et qui vont normalement se terminer chacun dans un corpuscule de Malpighi. De ces corpus-

Fig. 408. — Diagramme représentant la disposition de l'appareil urogénital chez un Élasmobranche mâle adulte (**).

cules ainsi reliés entre eux naissent les tubes pelotonnés, qui forment les segments génitaux du corps de Wolff, par lesquels la liqueur séminale est transportée dans le canal wolffien (*vd*). Ce canal devient lui-même très flexueux et joue le rôle de canal déférent.

Les figures 407 et 408 représentent d'une manière schématique les principales parties constituantes de l'appareil urogénital adulte dans

(*) *m.d.* canal de Müller. — *w.d.* canal de Wolff. — *s.t.* tubes segmentaires. Cinq de ces tubes sont figurés avec leurs orifices dans la cavité générale; les postérieures forment le mésonéphros. — *ov*, ovaire.

(**) *m.d.* vestige du canal de Müller. — *w.d.* canal de Wolff, indiqué en avant par *vd*, et onctionnant comme canal déferent. — *s.t.* tubes segmentaires, dont deux sont figurés avec leurs orifices dans la cavité générale. — *d.* uretere. — *t*, testicule. — *nt*, canal situé à la base du testicule. — *E*, *vasa efferentia*. — *lc*, canal longitudinal du corps de Wolff.

les deux sexes. On rencontre, chez la femelle adulte (fig. 407), les parties suivantes :

1° L'oviducte ou canal de Müller (*m. d*), séparé par scission du canal segmentaire des reins. Chacun des oviductes s'ouvre à son extrémité antérieure dans la cavité générale, et ils débouchent en arrière dans le cloaque commun par des orifices distincts.

2° Les conduits du mésonéphros (canaux de Wolff) (*w. d*), le second produit des canaux segmentaires des reins. Ils se terminent en avant en se continuant de chaque côté avec le tube du segment antérieur *persistant* du mésonéphros, et se réunissent en arrière pour s'ouvrir dans le cloaque sur une papille commune. Le conduit du mésonéphros reçoit la sécrétion des tubes antérieurs du mésonéphros primitif.

3° L'uretère, qui transporte le produit de sécrétion du rein proprement dit ou métanéphros. Il est représenté dans le diagramme sous sa forme la moins fréquente et la plus différenciée, comme un simple conduit uni aux tubes segmentaires postérieurs.

4° Les tubes segmentaires (*s. t*), dont quelques-uns conservent leurs orifices primitifs dans la cavité générale, tandis que d'autres les ont perdus. Ils se divisent en deux groupes : un antérieur, qui forme le mésonéphros ou corps de Wolff, et dont le produit de sécrétion est versé dans le canal wolffien; et un postérieur, qui constitue une glande probablement équivalente au rein proprement dit des Amniotes et qui est en connexion avec l'uretère.

Chez le mâle, on observe les parties suivantes:

1° Le canal de Müller (*m. d*) réduit à un faible vestige attaché au foie, et représentant l'extrémité antérieure de l'oviducte chez la femelle.

2° Le conduit du mésonéphros (*w. d*), qui correspond exactement à celui de la femelle; mais outre ses fonctions de conduit excréteur du corps de Wolff, il remplit encore celles de canal déférent (*vd*). Sa partie antérieure offre, chez le mâle adulte, un trajet très flexueux.

3° L'uretère (*d*), dont la constitution est essentiellement la même que chez la femelle.

4° Les tubes segmentaires (*s. t*). Les postérieurs présentent la même disposition dans les deux sexes; mais les antérieurs éprouvent, chez le mâle, des modications qui ont pour but de les adapter au transport de la liqueur séminale.

Avec ces tubes antérieurs sont en connexion : 1° les *vasa efferentia* (*VE*), unis d'une part avec, 2° le canal central situé à la base du testicule (*nt*), et de l'autre avec le canal longitudinal du corps de Wolff (*lc*). De ce dernier on voit partir les tubes succesifs des segments antérieurs du corps de Wolff, avec lesquels sont en rapport, selon le mode typique, des corpuscules de Malpighi, qui toutefois ne sont pas eprésentés dans le diagramme.

Abstraction faite de l'absence de pronéphros, les points qui méritent d'être remarqués dans le développement du système excréteur des Elasmobranches sont : 1° la division du canal segmentaire en deux canaux, celui de Wolff (conduit du mésonéphros) et celui de Müller ; 2° les connexions du premier avec le mésonéphros, et celles du second avec l'orifice abdominal du canal segmentaire, orifice qui représente le pronéphros des autres types ; 3° le fait que le canal de Müller fonctionne comme oviducte, et celui de Wolff comme canal déférent ; 4° la différenciation d'une partie postérieure du mésonéphros en un organe glanduleux particulier, précurseur du métanéphros des Amniotes.

Cyclostomes. — Le développement du système excréteur n'a été étudié, dans le groupe des Cyclostomes, que chez le *Petromyzon* (Müller, Fürbringer et Scott).

Le canal segmentaire est la partie du système qui se développe la première. Il se montre chez l'embryon d'environ quatorze jours (Scott) sous la forme d'un cordon solide de cellules qui se différencient du mésoblaste somatique, près de l'extrémité dorsale de la cavité générale. Il est d'abord situé immédiatement au-dessous de l'épiblaste, et il s'accroît en arrière par un processus continu de différenciation de nouvelles cellules mésoblastiques. Bientôt il acquiert une lumière, et avant la fin de la vie embryonnaire il s'unit à la portion cloacale du tube digestif. Avant que cette communication soit établie, l'extrémité antérieure du canal envoie vers la cavité générale un prolongement, dont l'extrémité aveugle s'ouvre ensuite dans cette cavité par un orifice cilié. Une série de diverticules de ce canal, au nombre de quatre ou cinq, se forment successivement l'un à la suite de l'autre, et donnent naissance à autant de pavillons ciliés qui s'ouvrent dans la cavité générale, et dont chacun communique avec le canal segmentaire par un tube plus ou moins allongé. Ces entonnoirs ou pavillons, qui offrent un arrangement métamérique, constituent le pronéphros, situé tout entier dans la région péricardique de la cavité générale.

Sur le côté interne des orifices péritonéaux de chaque pronéphros, se forme un glomérule vasculaire, qui fait saillie dans la cavité générale et qui est recouvert par l'épithélium péritonéal. Pendant une longue période, le pronéphros constitue la seule partie active du système excréteur.

A une période relativement tardive de la vie larvaire (Fürbringer), apparaît un mésonéphros sous la forme d'une série de cordons pleins, dont l'arrangement est segmentaire, et qui dérivent de l'épithélium péritonéal. Ces cordons sont les rudiments des tubes segmentaires. Ils s'étendent sur une partie considérable de la cavité générale, en commençant un peu en arrière du pronéphros. Bientôt ils se séparent de l'épithélium péritonéal, se creusent en canaux et se réunissent au canal

segmentaire. A leur extrémité aveugle (qui était primitivement en rapport avec l'épithélium péritonéal) se développe un corpuscule de Malpighi.

Le pronéphros n'est qu'un organe excréteur transitoire, dont l'atrophie commence pendant la vie larvaire et est presque complète lorsque l'Ammocète a atteint une longueur de 180 millimètres. De nouvelles modifications surviennent dans le système excréteur lors de la transformation de l'Ammocète en Lamproie.

Chez celle-ci, les canaux segmentaires débouchent dans un sinus urogénital commun, qui s'ouvre sur une papille derrière l'anus, et qui communique aussi avec la cavité générale par deux orifices, les pores abdominaux. Les produits de la génération arrivent par ces pores dans le sinus, de sorte qu'aucune partie de l'appareil urinaire primitif n'est chargée de les évacuer au dehors. La formation du sinus urogénital est due à ce fait, que la partie du cloaque primitif renfermant les orifices des canaux segmentaires se sépare de celle qui est en connexion avec le tube digestif.

Le mésonéphros de l'Ammocète éprouve une atrophie complète au moment de la métamorphose, et il est remplacé, au point de vue physiologique, par une série postérieure de tubes segmentaires qui s'ouvrent dans la partie postérieure du canal segmentaire (Schneider).

Chez la *Myxine*, le système excréteur se compose : 1° d'un pronéphros très développé, pourvu d'un bouquet de pavillons péritonéaux ciliés qui s'ouvrent dans la portion péricardique de la cavité générale. Les tubes enroulés et ramifiés dont est formé le pronéphros s'ouvrent sur le côté ventral de la partie antérieure du canal segmentaire, qui est séparée de la postérieure chez les vieux individus. Sur le côté dorsal de la partie du canal segmentaire appartenant au pronéphros, se trouvent d'ordinaire quelques diverticules qui se terminent par des glomérules, et qu'on doit sans doute considérer comme des tubes segmentaires antérieurs. 2° D'un mésonéphros, qui commence à une distance considérable en arrière du pronéphros, et qui est formé de tubes segmentaires droits extrêmement simples, ouverts dans le canal segmentaire (fig. 400).

Le système excréteur de la Myxine a manifestement conservé les caractères de celui de la larve de *Petromyzon*.

Téléostéens. — Chez la plupart des Téléostéens on observe, pendant toute la vie, l'existence simultanée d'un pronéphros et d'un mésonéphros, dont les produits de sécrétion sont reçus dans un canal sur la nature duquel on n'est par encore fixé, mais qui est probablement l'homologue du conduit du mésonéphros des autres types.

Le système débute, chez l'embryon (Rosenberg, Œllacher, Götte, Fürbringer), par la formation d'un repli canaliforme du feuillet somatique de l'épithélium péritonéal, qui s'étrangle peu à peu et se convertit en un canal. Le processus de constriction commence au milieu,

d'où il se propage en avant et en arrière. Toutefois, le canal ne se ferme pas en avant, mais reste ouvert dans la cavité générale, d'où résulte un pavillon représentant les entonnoirs du pronéphros de *Petromyzon* et de *Myxine*. Sur le côté interne de ce pavillon, se forme un glomérule qui fait saillie dans la cavité générale, en même temps que l'extrémité antérieure du canal s'allonge et se pelotonne. Ces formations constituent un pronéphros, tandis que la partie postérieure du canal primitif forme le canal segmentaire.

La partie de la cavité générale qui contient le glomérule et l'entonnoir péritonéal du pronéphros (fig. 410, *po*) s'isole bientôt complètement, de manière à former une cavité close (*gl*). Le développement du mésonéphros n'a lieu que longtemps après celui du pronéphros. Les tubes segmentaires qui le forment sont dus, d'après Fürbringer, à des bourgeons internes solides de l'épithélium péritonéal, dont le développement s'effectue successivement d'avant en arrière ; mais Sedgwick me fait savoir qu'ils naissent comme des différenciations des cellules mésoblastiques *voisines* de l'épithélium péritonéal. Bientôt ils se creusent d'une cavité et s'unissent au canal segmentaire. Des corpuscules de Malpighi se développent sur leur partie moyenne. Ils s'accroissent considérablement en longueur et deviennent très contournés; mais les détails de ce processus n'ont pas été observés.

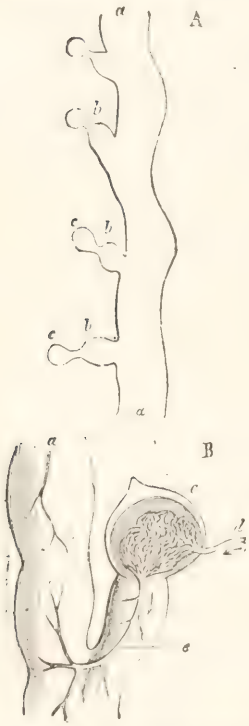


Fig. 409. — Portions du mésonéphros de Myxine empruntée à Gegenbaur, d'après J. Müller (1).

Les tubes segmentaires antérieurs sont situés immédiatement en arrière du pronéphros, tandis que dans beaucoup de cas, les plus postérieurs se développent, de chaque côté, dans le prolongement postanal de la cavité générale. Le pronéphros semble former la portion céphalique renflée du rein de l'adulte, et le mésonéphros le reste de l'organe, la portion dite caudale, lorsqu'elle existe, dérivant (?) des tubes segmentaires situés au-delà de l'anus.

Dans certains cas, la portion céphalique des reins manque chez l'adulte, ce qui suppose l'atrophie probable du pronéphros; dans d'autres, elle est la seule qui se développe, mais ses rapports avec le pronéphros embryonnaire exigent de nouvelles études.

(1) *a*, canal segmentaire. — *b*, tubes segmentaires. — *c*, glomérules. — *d*, artère afférente, et *e*, artère efférente.

B est un fragment de A très grossi.

Chez l'adulte, les conduits excréteurs sont situés dans la partie inférieure des reins, en général sur le bord externe, et débouchent presque invariablement dans une vessie urinaire, qui, à son tour, s'ouvre le plus souvent sur la papille urogénitale immédiatement en arrière du pore génital. Dans quelques cas cependant, il existe un pore urogénital commun.

La plupart des Téléostéens possèdent de véritables conduits génitaux, qui sont en continuité avec le revêtement des organes de la génération. Il me semble très probable, d'après l'analogie des conditions présentées par le *Lepidosteus* et que nous allons décrire, que ces conduits résultent d'une scission du canal segmentaire primitif, et qu'ils correspondent aux canaux de Müller des Élasmobranches, etc., bien

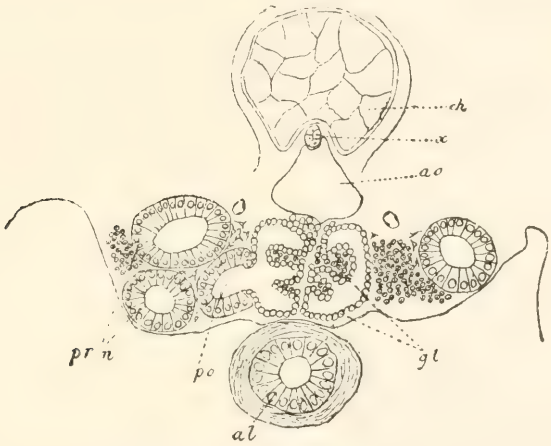


Fig. 410. — Coupe transversale, chez une Truite, du pronéphros et des parties adjacentes dix jours avant l'éclosion (*).

qu'actuellement nous ne possédions sur ce point aucun fait embryologique positif (voyez les considérations générales à la fin du chapitre). Chez la femelle du Saumon, ainsi que chez le mâle et la femelle de l'Anguille, les produits de la génération sont portés au dehors par les pores abdominaux. Cette disposition représente peut-être un état primitif ; mais il est plus probable que c'est un cas de dégénérescence, comme l'indique la présence de conduits excréteurs chez le Saumon mâle et chez des formes alliées de près aux Salmonidés.

L'existence simultanée de pores abdominaux et de conduits génitaux chez le Mormyre, me semble démontrer que ces derniers ne peuvent, chez les Téléostéens, résulter de la soudure de l'enveloppe des organes de la génération avec les pores abdominaux.

(*) *pr.n*, pronéphros. — *po*, orifice du pronéphros dans la partie de la cavité générale isolée et contenant le glomérule. — *gl*, glomérule. — *ao*, aorte. — *ch*, notochorde. — *x*, tige subnotochordale. — *al*, tube digestif.

Ganoïdes. — La glande excrétrice proprement dite des Ganoïdes adultes ressemble d'une manière générale à celle des Téléostéens, et consiste, de chaque côté, en une bande allongée, le mésonéphros, dont une partie antérieure dilatée représente probablement le pronéphros.

Dans les deux sexes, il existe un canal de Müller, pourvu, excepté chez le *Lepidosteus*, d'un entonnoir abdominal dont, toutefois, la situation dans la cavité générale est relativement très reculée en arrière. *Les canaux de Müller semblent fonctionner comme conduits génitaux dans les deux sexes.* Ils sont en continuité, chez le *Lepidosteus*, avec le revêtement des glandes génitales, *et ainsi s'établit, entre les conduits et les glandes de la génération, une relation très semblable à celle que l'on rencontre chez les Téléostéens* (1).

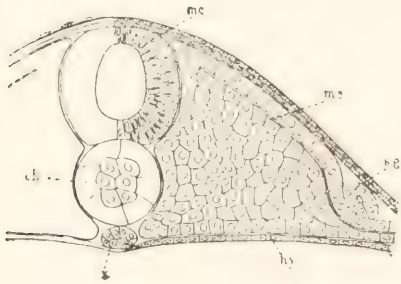


Fig. 411. — Coupe transversale du tronc d'un embryon de Lépidostée au sixième jour après la fécondation (*).

En arrière, les canaux de Müller et les conduits du mésonéphros restent unis. Le canal commun ainsi formé de chaque côté est évidemment le canal segmentaire primitif. Il reçoit le produit de sécrétion d'un certain nombre des tubes postérieurs du mésonéphros et s'unit ordinairement à son congénère pour former une sorte de vessie urinaire, qui s'ouvre dans le cloaque par un pore unique derrière l'anus. Le canal qui reçoit la sécrétion des tubes antérieurs du mésonéphros est le véritable conduit du mésonéphros ou canal de Wolff.

Le développement du système excréteur, qui a été en partie observé chez l'*Acipenser* et le *Lepidosteus* (2), s'accomplit en général comme chez les Téléostéens. Le canal segmentaire est la partie du système qui apparaît d'abord. Il naît, chez le *Lepidosteus*, comme une invagination

1) D'après une note que je trouve dans la traduction allemande (t. II, p. 633, note 2 du *Traité d'embryologie*, Balfour a exécuté sur un *Lepidosteus* mâle adulte, et postérieurement à la publication de ce Traité, de nouvelles recherches qui démontrent que les données habituellement admises sur les organes en question sont inexactes. Il résulte, en effet, de ces recherches, qu'il n'y a chez le mâle *aucun homologue de l'oviducte;* bien plus, le sperme s'écoule par 40 à 50 *vasa efferentia* qui se réunissent en un canal longitudinal immédiatement en avant du rein, et de ce canal partent de nouveau des branches qui sont en communication avec les canalicules urinaires. Le sperme est donc conduit à travers le rein dans le canal de Wolff, dont la partie antérieure fonctionne comme canal déférent. (*Trad.*).

2) L'*Acipenser* a été étudié par Fürbringer, Salensky, Sedgwick, comme aussi par moi; le *Lepidosteus*, par W. N. Parker et moi-même.

* *mc*, cordon médullaire. — *ms*, mésoblaste. — *sg*, canal segmentaire. — *ch*, notochorde. — *hy*, tige subnotochordale. — *hy*, hypoblaste.

en forme de gouttière de l'épithélium péritonéal somatique, exactement comme chez les Téléostéens, et forme bientôt après un canal situé entre

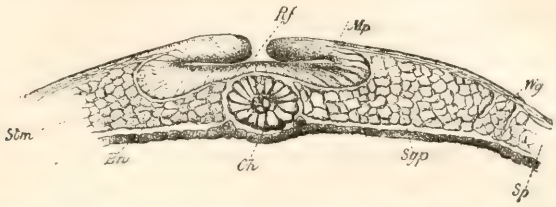


Fig. 412. — Coupe transversale de la partie antérieure d'un embryon d'Esturgeon (d'après Salensky) (*).

le mésoblaste et l'épiblaste (fig. 411, *sg*). Chez l'*Acipenser* (Salensky) cependant, il se développe sous la forme d'un cordon solide de mésoblaste somatique, comme chez le *Petromyzon* et les Élasmobranches (fig. 412, *Wg*).

Dans les deux formes, les conduits s'unissent en arrière avec le cloaque, et un pronéphros appartenant au type téléostéen semble se développer. Cette glande n'est pourvue que d'un seul (1) orifice péritonéal, qui, avec le glomérule correspondant, s'encapsule dans une portion spéciale de la cavité générale. L'orifice du pronéphros dans cette cavité se voit, chez l'*Acipenser*, sur la figure 413 *pr.n.* A ce stade précoce du développement de l'*Acipenser* (larve de 5 mm.), je n'ai pu découvrir de glomérule.

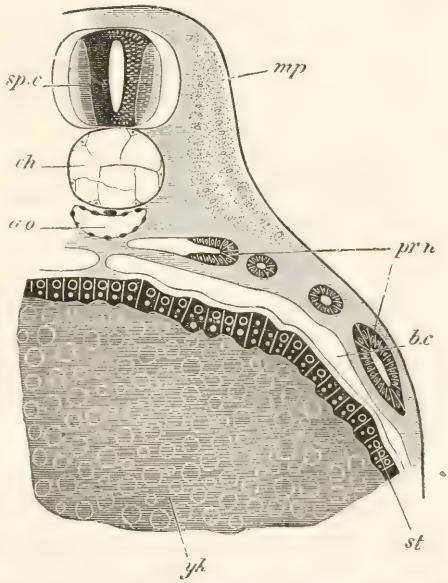


Fig. 413. — Coupe transversale de la région de l'estomac d'une larve d'Esturgeon de 5 millimètres de long (**).

Chez l'*Acipenser* aussi bien que chez le *Lepidosteus*, le mésonéphros se forme à une certaine distance en arrière du pronéphros et à une

(3) Je n'ai pas établi ce point avec certitude ; mais je n'ai jamais pu découvrir plus d'un orifice.

(*) *Rf*, gouttière médullaire. — *Mp*, plaque médullaire. — *Wg*, canal segmentaire. — *Ch*, notochorde. — *En*, hypoblaste. — *Sgp*, somite mésoblastique. — *Sp*, portion pariétale de la plaque mésoblastique.

(**) *st*, épithélium de l'estomac. — *yk*, vitellus. — *ch*, notochorde, sous laquelle est une tige subnotochordale. — *pr.n*, pronéphros. — *ao*, aorte. — *mp*, plaque musculaire formée de grosses cellules dont les parties externes sont différenciées en fibres contractiles. — *sp.c*, cordon spinal. — *bc*, cavité générale.

époque plus tardive, de sorte que pendant une période considérable, les larves de ces deux genres n'ont d'autre organe d'excrétion que le pronéphros. Chez le *Lepidosteus* surtout, le développement du mésonéphros ne survient que fort tard.

Ce développement n'a pas été observé chez le Lépidostée ; mais chez l'Esturgeon, les tubes segmentaires antérieurs se montrent d'abord sous la forme (à ce que je crois) de cordons solides de cellules, qui sont fixés par une de leurs extrémités à l'épithélium péritonéal de chaque côté de l'insertion du mésentère, d'où ils s'étendent en haut et en dehors autour du canal segmentaire (1). Les tubes segmentaires postérieurs se développent plus tard que les antérieurs, et (autant qu'on peut le conclure des coupes que je possède) ils se forment indépendamment de l'épithélium péritonéal, sur le côté dorsal du canal segmentaire.

Dans les stades ultérieurs (larves de 7 à 10 mm.), les tubes segmentaires antérieurs se détachent peu à peu de l'épithélium péritonéal. L'extrémité voisine de cet épithélium forme un corpuscule de Malpighi; l'autre s'unit au canal segmentaire. A un stade encore plus avancé, se développent, du moins pour un grand nombre des tubes, de larges entonnoirs péritonéaux, qui conduisent de la cavité générale aux corpuscules de Malpighi. Ces entonnoirs ont été remarqués par Fürbringer, Salensky et moi-même, mais le developpement, autant que je sache, n'en a pas été établi. Ils semblent avoir disparu chez l'adulte. Le développement des canaux de Müller n'a pas été observé.

Dipnoïques. — Le système excréteur des Dipnoïques n'est connu que chez l'adulte ; mais bien qu'à certains égards il soit intermédiaire à celui des Ganoïdes et celui des Amphibiens, il se rapproche du premier par cette particularité importante, que les canaux de Müller servent de conduits génitaux dans les deux sexes.

Amphibiens. — Chez les Amphibiens (Götte, Fürbringer), le développement du système excréteur débute, comme chez les Téléostéens, par la formation du canal segmentaire, qui naît d'une gouttière formée par un repli de la couche somatique de l'épithélium péritonéal, près du bord dorsal de la cavité générale (fig. 414, *u*). L'extrémité antérieure de la gouttière est située immédiatement en arrière de la région branchiale. Bientôt sa partie postérieure se convertit en un canal, par une constriction qui commence à une courte distance de son extrémité antérieure, d'où elle se continue en arrière. Ce canal se termine d'abord par une extrémité aveugle près du cloaque, dans lequel cependant il ne tarde pas à s'ouvrir.

La partie antérieure ouverte de la gouttière, située en avant de la constriction (fig. 414, *u*), se différencie en un conduit longitudinal, qui

1. Il n'a pu être établi si les tubes segmentaires se développent sous la forme de végétations de l'épithélium péritonéal, ou *in situ*.

reste en communication libre avec la cavité générale par deux (beaucoup d'Urodèles), trois (de nombreux Anoures), ou quatre (Cœcilidés) conduits, et qui constitue la partie dorsale du pronéphros. La portion ventrale de la glande dérive de la partie du canal qui suit immédiatement le conduit longitudinal. Cette portion s'accroît en longueur, se recourbe en S, et se place sur la face ventrale de la partie du pronéphros qui s'est formée la première. Par suite de cet accroissement continu dans un espace limité, les circonvolutions du canal du pronéphros se multiplient, et le développement de diverticules terminés par des extrémités aveugles rend la structure de la glande encore plus complexe.

A la racine du mésentère, en face des orifices péritonéaux du pronéphros, apparaît un repli longitudinal tapissé par l'épithélium péritonéal, et qui est fixé par une étroite bande de tissu. Il devient bientôt très vasculaire et constitue un glomérule homologue de celui que l'on rencontre chez le *Petromyzon* et les Téléostéens.

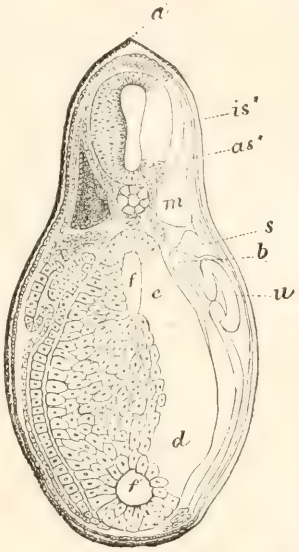


Fig. 414. — Coupe transversale d'un très jeune Têtard de *Bombinator* au niveau de l'extrémité antérieure du sac vitellin (d'après Götte) *).

La partie de la cavité générale qui contient les orifices du pronéphros et le glomérule, s'agrandit et se sépare pour un temps du reste de la cavité. A une époque ultérieure, elle forme une chambre particulière, qui cependant est incomplètement isolée. Pendant une longue période, le pronéphros et son canal excréteur constituent les seuls organes d'excrétion des larves d'Amphibiens. A la fin, toutefois, commence la formation du mésonéphros, suivie de l'atrophie du pronéphros. Comme dans les autres types, le mésonéphros se compose d'une série de tubes segmentaires ; mais le nombre de ces tubes ne correspond plus, excepté chez les Cœcilidés, à celui des myotomes, et dans tous les cas il est plus élevé. En outre, dans la portion postérieure du mésonéphros, chez les Urodèles, et sur toute la longueur de la glande dans les autres types, naissent des tubes segmentaires secondaires et tertiaires qui s'ajoutent aux tubes primaires.

Le développement du mésonéphros commence, chez la Salamandre (Fürbringer), par la formation d'une série de cordons pleins qui, dans les myotomes

(*) *a*, repli de l'épiblaste en continuité avec la nageoire dorsale. — *isx*, cordon médullaire. — *m*, muscle latéral. — *asx*, lame externe de la plaque médullaire. — *s*, plaque latérale du mésoblaste. — *b*, mésentère. — *u*, extrémité ouverte du canal segmentaire, qui forme le pronéphros. — *f*, tube digestif. — *f'*, diverticule ventral qui forme le foie. — *e*, jonction des cellules vitellines et des cellules hypoblastiques. — *d*, cellules vitellines.

antérieurs, dérivent de l'épithélium péritonéal situé au côté interne du canal segmentaire, mais qui, *en arrière, naissent indépendamment de cet épithélium dans le mésoblaste adjacent*. J'apprends de Sedgwick que, chez la Grenouille, les tubes segmentaires se développent partout dans le mésoblaste, indépendamment de l'épithélium péritonéal. Ces cordons se séparent rapidement de cet épithélium (en tant qu'ils lui étaient primitivement unis), et après avoir pris d'abord la forme d'une vésicule, ils s'étendent en tubes contournés présentant une branche médiane dont l'extrémité aveugle prend part à la formation d'un corpuscule de Malpighi, une branche latérale qui arrive en contact avec le canal segmentaire, dans lequel elle s'ouvre, et une partie intermédiaire qui réunit les deux précédentes. Au point de jonction de la branche médiane avec la partie intermédiaire, et par conséquent au collet du corpuscule de Malpighi, pousse, dans une direction ventrale, un canal qui rencontre l'épithélium péritonéal et acquiert ensuite un orifice imfundibuliforme ouvert dans la cavité générale. Plus tard, cet orifice se garnit de cils vibratiles. Ainsi se constituent les entonnoirs péritonéaux que l'on rencontre chez l'adulte.

Les branches médiane et latérale des tubes segmentaires deviennent très contournées, et les tubes d'abord disjoints se rapprochent bientôt à tel point que leur indépendance primitive disparaît.

Le premier tube segmentaire qui arrive à son complet développement, se forme, chez la *Salamandra maculata*, à peu près dans le sixième myotome en arrière du pronéphros; mais dans la région comprise entre les deux formations, se développent d'autres tubes rudimentaires.

Voici le nombre des tubes segmentaires primaires contenus dans chacun des myotomes de la Salamandre :

Dans le 6e myotome (c'est-à-dire dans le premier qui soit pourvu d'un véritable tube segmentaire).	1-2	tubes segmentaires
Du 7e au 10e myotome.	2-3	—
Dans le 11e myotome.	3-4	—
— 12e —	3-4 ou 4-5	—
— 13e —	4-5	—
— 13e au 16e	5-6	—

On voit ainsi que les tubes segmentaires ne sont pas seulement plus nombreux que les myotomes, mais que dans chacun de ceux-ci leur nombre s'accroît d'avant en arrière. Chez la Salamandre, il se forme encore, dans la région des myotomes postérieurs (10-16), des tubes segmentaires secondaires, tertiaires, etc., provenant de cordons pleins indépendants qui naissent dans le mésoblaste, du côté dorsal relativement aux tubes déjà constitués.

Les tubes segmentaires secondaires semblent naître de ces cordons exactement de la même manière que les tubes primaires, à cela près qu'ils ne s'unissent pas directement au canal segmentaire, mais aux tubes segmentaires primaires, un peu avant la réunion de ces derniers avec le canal segmentaire. C'est de cette façon que se constituent des tubes segmentaires composés, qui aboutissent à un canal segmentaire commun, mais qui sont pourvus de nombreux corpuscules de Malpighi et d'orifices péritonéaux ciliés. La différence est très frappante entre le mode d'origine de ces tubes composés et ceux des Elasmobranches.

Les stades ultérieurs du développement des tubes segmentaires n'ont pas été étudiés chez les autres types d'Amphibiens.

Chez les Cœcilidés, les premiers stades ne sont pas connus; mais les tubes offrent chez l'adulte (Spengel) un véritable arrangement segmentaire; ils sont simples chez le jeune et ne sont pourvus que d'un seul entonnoir péritonéal. Chez l'adulte cependant, beaucoup d'organes segmentaires deviennent composés et peuvent présenter jusqu'à vingt pavillons, etc. On rencontre à la fois, dans toutes les parties du mésonéphros, des tubes segmentaires simples et des tubes segmentaires composés, disposés sans ordre déterminé.

Chez les Anoures (Spengel), tous les tubes segmentaires sont composés, et sur la face ventrale de l'organe existent des entonnoirs péritonéaux en nombre énorme; mais on n'a pas encore définitivement établi dans quelle partie des tubes segmentaires ils s'ouvrent.

Avant de parler des transformations ultérieures du corps de Wolff, il est nécessaire de revenir encore au canal segmentaire, qui, en même temps que le pronéphros s'atrophie, se divise en un canal dorsal ou de Wolff, et un canal ventral ou de Müller. Le processus de division, chez la Salamandre (Fürbringer), est essentiellement le même que chez les Elasmobranches, c'est-à-dire que le canal de Müller est dû à la séparation graduelle d'avant en arrière d'un cordon solide de cellules sur le côté ventral du canal segmentaire, tandis que le reste du canal constitue le canal de Wolff. Pendant que se forme le canal de Müller, son extrémité antérieure se creuse d'une cavité; elle se fixe en avant à l'épithélium péritonéal et s'ouvre ensuite dans la cavité générale. La formation de la lumière de ce canal se continue en arrière *pari passu* avec la division du canal segmentaire. Chez la femelle, le processus se poursuit jusqu'à ce que le canal de Müller s'ouvre, à côté du canal de Wolff, dans le cloaque. Ce canal se termine d'ordinaire par une extrémité aveugle chez le mâle. Il importe de remarquer que chez les Amphibiens (Salamandre), l'orifice abdominal du canal de Müller est une formation indépendante du pronéphros, un peu en arrière duquel il est situé, et que la partie antérieure indivise du canal segmentaire (avec le pronéphros) n'est pas unie au canal de Müller comme chez les Elasmobranches, mais reste en connexion avec le canal de Wolff.

Le développement du canal de Müller n'a pas été étudié d'une manière satisfaisante chez d'autres formes que la Salamandre. Chez les Cœcilidés, son orifice abdominal se trouve au niveau de l'extrémité antérieure du corps de Wolff. Chez d'autres formes, il est ordinairement situé beaucoup plus en avant, près de la racine des poumons (excepté chez le *Proteus* et le *Batrachoseps*, où il est reporté un peu plus en arrière), et à une certaine distance en avant du corps de Wolff.

Le canal de Müller est toujours bien développé chez la femelle et joue le rôle d'oviducte. Chez le mâle, il ne prend aucune part (excepté peut-être chez l'*Alytes*) à l'évacuation des produits de la génération; il est toujours plus ou moins rudimentaire et peut, chez les Anoures, faire complètement défaut.

Après la formation du canal de Müller, le canal de Wolff reste comme conduit excréteur du corps de Wolff, et, jusqu'à l'atrophie du pronéphros, de cette dernière glande également. Sa portion antérieure, placée en avant du corps de Wolff, s'atrophie plus ou moins complètement.

Les transformations ultérieures du système excréteur se rapportent : 1° à l'union, chez le mâle, de la partie antérieure du corps de Wolff au testicule; 2° à certaines modifications qui surviennent dans les tubes collecteurs de la partie postérieure du mésonéphros. Le premier de ces processus conduit à la divison du corps de Wolff en une partie sexuelle et une partie non sexuelle ; et chez la Salamandre et autres Urodèles, cette division correspond à la répartition des tubes segmentaires des deux sortes, simples et composés.

Comme le développement des canaux qui unissent les testicules à la partie génitale du corps de Wolff n'a pas été complètement mis en lumière sur tous les points, nous commencerons par décrire la disposition des parties à l'état adulte (fig. 415 B). Dans la plupart des cas, un système non segmentaire de canaux venant du testicule, les *vasa efferentia ive*, se jettent dans un canal appelé canal longitudinal du corps de Wolff, d'où partent des canaux transversaux en même nombre que les corpuscules malpighiens primaires de la partie génitale de la glande, auxquels ils se rendent. Arrivé aux corpuscules de Malpighi, le sperme est ensuite conduit par les tubes segmentaires dans le canal de Wolff, d'où il passe à l'extérieur. Le système des canalicules qui unissent le testicule aux corpuscules de Malpighi est désigné sous le nom de réseau testiculaire. Le nombre des tubes segmentaires en connexion avec les testicules est extrêmement variable. On en compte 30 à 32 chez le *Siredon* (Spengel).

Le canal longitudinal du corps de Wolff fait défaut dans des cas peu fréquents (*Spelerpes*, etc.) où la partie sexuelle du corps de Wolff est faiblement développée. Chez les Urodèles, les testicules sont unis à la partie antérieure du corps de Wolff. Chez les Cœcilidés, l'union se fait avec une partie qui est l'homologue du corps de Wolff, mais à une certaine distance en arrière de l'extrémité antérieure, à raison du développement des tubes segmentaires antérieurs, qui sont rudimentaires chez les Urodèles. Chez les Anoures, les connexions entre le testicule et les tubules du corps de Wolff sont soumises à des variations très étendues. Chez le *Bufo cinereus*, le type urodèle normal est conservé, et chez le *Bombinator*, on observe la même disposition, mais à l'état rudimentaire. Chez ce dernier, en effet, il existe des troncs transversaux qui partent du canal longitudinal du corps de Wolff et qui se terminent par une extrémité aveugle, tandis que le sperme est conduit dans le canal wolffien par des canaux situés en avant du corps de Wolff. Chez l'*Alytes* et le *Discoglossus*, ce transport du sperme se fait de même par un prolongement direct du canal longitudinal en avant du corps de Wolff; mais il n'y pas, comme chez le *Bombinator*, de canaux transversaux rudimentaires pénétrant dans cet organe. Chez la *Rana*, les canaux transversaux qui

partent du canal longitudinal du corps de Wolff se jettent directement, après s'être dilatés pour former (?) des corpuscules malpighiens rudimentaires, dans les tubes collecteurs près de leur embouchure dans le canal de Wolff.

Chez la plupart des Urodèles, les orifices péritonéaux en connexion avec les corpuscules malpighiens génitaux primaires s'atrophient; mais ils persistent chez le *Spelerpes*. Ils sont également conservés chez les Cœcilidés à l'état adulte.

On ne sait rien sur le développement de ces parties, si ce n'est que le réseau testiculaire provient des corpuscules malpighiens primaires et qu'il s'unit aux testicules. Les faits embryologiques, aussi bien que cette particularité que les entonnoirs péritonéaux de la partie génitale persistent dans quelques formes chez l'adulte, prouvent que le réseau testiculaire ne dérive pas des entonnoirs péritonéaux.

On rencontre des rudiments du réseau testiculaire dans la femelle des Cœcilidés et de beaucoup d'Urodèles (*Salamandra*, *Triton*). Dans leur développement le plus complet, ces rudiments se composent d'un canal longitudinal et de canaux transversaux allant de celui-ci aux corpuscules de Malpighi, ainsi que de quelques branches qui pénètrent dans le mésovarium.

Chez les Urodèles, les tubes collecteurs de la partie postérieure non sexuelle du corps de Wolff, qui représente probablement un métanéphros rudimentaire, éprouvent chez le mâle une transformation semblable à celle qui survient chez les Élasmobranches. Leurs points de jonction avec le canal de Wolff sont reportés en arrière, à l'extrémité postérieure du canal (fig. 415 B), et ces tubes eux-mêmes se réunissent en un ou plusieurs courts conduits (uretères) avant de s'ouvrir dans le canal de Wolff.

Chez le *Batrachoseps*, le premier tube collecteur seulement se sépare de cette manière, et forme un uretère simple, allongé, qui reçoit tous les tubes collecteurs des tubes segmentaires postérieurs. Chez le Protée, le Ménobranche et la Sirène, les tubes collecteurs conservent dans les deux sexes leur trajet transversal primitif et s'ouvrent latéralement dans le canal de Wolff. Rarement (*Ellipsoglossus*, Spengel) les uretères s'ouvrent directement dans le cloaque.

La vessie urinaire des Amphibiens est un diverticule de la paroi ventrale de la portion cloacale du tube digestif, et l'homologue de l'allantoïde des Amniotes.

Le diaphragme ci-joint (fig. 415) du système urogénital de Triton fait voir les points principaux de la description qui précède.

Chez la femelle (A), on observe les parties suivantes :

1° Le canal de Müller ou oviducte (*od*), produit par scission du canal segmentaire;

2° Le canal de Wolff (*sug*), constituant la partie du canal segmentaire qui reste après la formation du canal de Müller;

3° Le mésonéphros (*r*), divisé en une partie sexuelle antérieure en

connexion avec un réseau testiculaire rudimentaire, et une partie postérieure non sexuelle. Les tubes collecteurs de ces deux parties se jettent transversalement dans le canal de Wolff;

4° L'ovaire (*ov*);

5° Le réseau testiculaire rudimentaire.

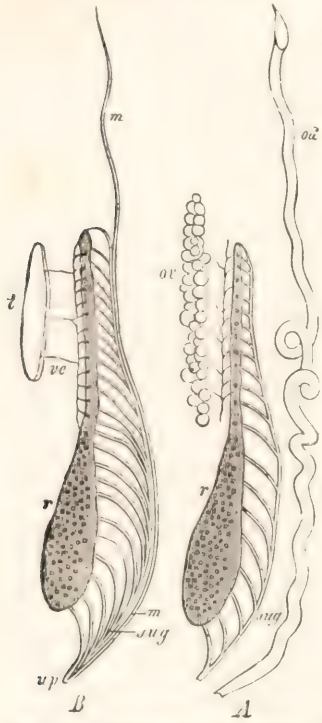


Fig. 415. — Diagramme représentant le système urogénital de Triton (empruntée à Gegenbaur, d'après Spengel) (*).

Chez le mâle (B), on trouve :

1° Le canal de Müller (*m*), dépourvu de fonction, quoique assez bien développé;

2° Le canal de Wolff (*sug*);

3° Le mésonéphros (*r*), divisé en une véritable partie sexuelle, à travers les tubes segmentaires de laquelle s'écoule la liqueur séminale, et une partie non sexuelle. Les tubes collecteurs de cette dernière ne se rendent pas directement au canal de Wolff, mais se recourbent obliquement en arrière et ne s'y ouvrent que près de son orifice cloacal, après s'être unis pour former un ou deux tubes primaires (les uretères);

4° Le réseau testiculaire (*ve*), composé : 1° de conduits transversaux venant des testicules; 2° du canal longitudinal du corps de Wolff, auquel aboutissent ces conduits; 3° de canaux transversaux qui partent du précédent et se rendent aux corpuscules de Malpighi.

Amniotes. — Autant que l'on sait, il y a, chez les Amniotes, une concordance presque absolue dans la formation du système uro-génital.

La particularité la plus caractéristique du système consiste dans le développement complet d'un métanéphros, qui constitue le rein définitif après l'atrophie du mésonéphros ou corps de Wolff, ce dernier étant un organe purement embryonnaire. La partie du système qui se forme la première est un canal que l'on appelle ordinairement canal de Wolff, mais qui est en réalité l'homologue du canal segmentaire. Il paraît se développer, chez tous les Amniotes, presque suivant le même type que chez les Elasmobranches, sous la forme d'un cordon

(*) A, femelle. B, mâle.

r, mésonephros, à la surface duquel on voit de nombreux entonnoirs péritonéaux. — *sug*, conduit du mésonephros ou canal de Wolff. — *od*, oviducte (canal de Müller). — *m*, canal de Müller chez le mâle. — *ve*, *vasa efferentia* du testicule. — *t*, testicule. — *ov*, ovaire. — *up*, pore urogénital.

plein qui dérive du mésoblaste somatique de la masse cellulaire intermédiaire (fig. 416 *W. d*) (1).

Le premier indice de ce canal apparaît, chez l'embryon de Poulet présentant huit somites, comme un bourrelet qui, de la masse cellulaire intermédiaire, fait saillie vers l'épiblaste dans la région du septième somite. Dans le cours du développement ultérieur, il continue à former un tel bourrelet jusqu'au onzième somite (Sedgwick) ; mais à partir de ce point, il s'accroît en arrière dans l'espace intermédiaire à l'épiblaste et au mésoblaste. Chez un embryon de quatorze somites,

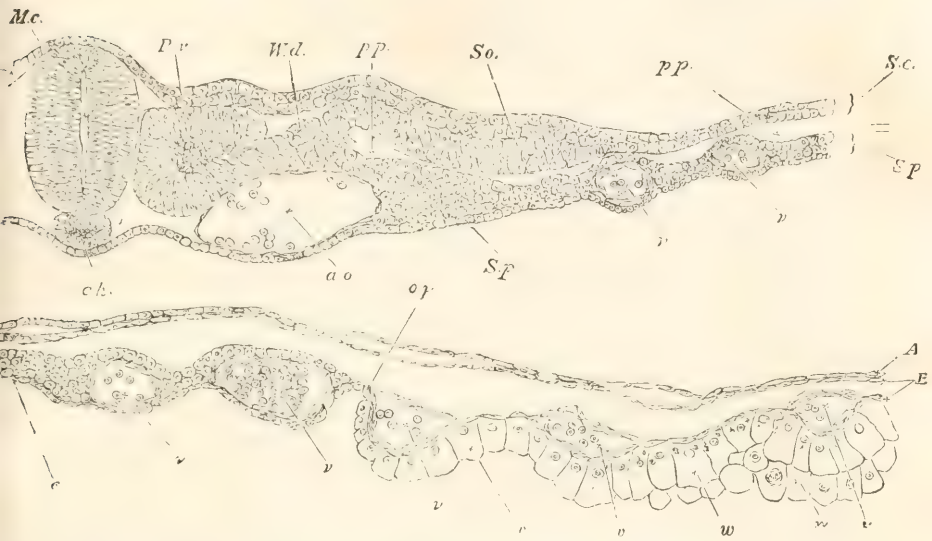


Fig. 416. — Coupe transversale de la région dorsale d'un embryon de Poulet de 45 heures (*).

une étroite lumière a apparu dans sa partie moyenne, tandis qu'en avant est uni aux tubules wolffiens rudimentaires, qui se développent en continuité avec le canal (Sedgwick). Dans les stades qui suivent, la lumière du canal s'étend peu à peu en arrière et en avant, et le canal lui-même se porte en dedans relativement à l'épiblaste (fig. 417). Son extrémité postérieure s'allonge jusqu'à ce qu'elle se soit mise en rapport avec la partie cloacale de l'intestin postérieur, dans laquelle elle s'ouvre (2).

(1) Dansky et Kostenitsch (n° 543) décrivent le canal de Wolff chez le Poulet comme provenant d'une gouttière ouverte dans la cavité péritonéale, et qui s'étrangle plus tard en un canal. Je n'ai jamais rien rencontré de semblable à ce qu'ont figuré ces auteurs.

(2) D'après Gasser, l'extrémité antérieure du canal segmentaire présente de curieuses irrégularités, et on rencontre fréquemment une partie antérieure complètement isolée.

* *M.c*, canal médullaire. — *P.v*, somite mésoblastique. — *W.d*, canal de Wolff en contact avec la masse cellulaire intermédiaire. — *So*, somatopleure. — *S.p*, splanchnopleure. — *p.p*, cavité pleuropéritonéale. — *ao*, aorte. — *v*, vaisseaux sanguins. — *w*, muraille germinative. — *ch*, notochorde. — *op*, limite de l'aire opaque et de l'aire pellucide.

On aurait pu s'attendre à ce que, comme dans les types inférieurs, l'extrémité antérieure du canal segmentaire s'ouvrirait dans la cavité générale, ou se mettrait en rapport avec un pronéphros. Ni l'une ni l'autre de ces deux alternatives ne se réalise, bien que dans quelques types (le Poulet), il se développe une formation qui est probablement le rudiment d'un pronéphros; toutefois elle n'apparaît qu'à un stade subséquent, et est alors sans connexion avec le canal segmentaire. La partie du système qui se montre ensuite est le mésonéphros ou corps de Wolff.

Il se forme, chez tous les Amniotes, comme une série de tubes segmentaires, qui correspondent aux Myotomes chez les Lacertiens (Braun), mais qui sont en plus grand nombre chez les Oiseaux et les Mammifères.

Chez les Reptiles (Braun, n° 542), les tubes du mésonéphros se développent au côté interne du canal de Wolff, sous la forme de masses offrant un arrangement segmentaire et qui semblent tout d'abord unies à l'épithélium péritonéal. Chacune de ces masses devient bientôt une vésicule ovalaire, qui s'ouvre probablement pendant une très courte période dans la cavité péritonéale par un orifice en entonnoir. Les vésicules se séparent de très bonne heure de l'épithélium péritonéal; elles émettent des diverticules latéraux dont proviennent les parties principales des tubes segmentaires, qui bientôt s'unissent au canal segmentaire.

Le développement des tubes segmentaires est plus compliqué chez les Oiseaux (1).

Les tubules du corps de Wolff dérivent de la masse cellulaire intermédiaire, qui est représentée sur la figure 416 entre l'extrémité supérieure de la cavité générale et la plaque musculaire. Chez le Poulet, la manière dont cette masse se développe en tubes segmentaires diffère dans la région qui précède et dans celle qui suit le seizième segment. En avant du seizième segment environ, la masse cellulaire intermédiaire se sépare sur certains points de l'épithélium péritonéal, tandis que dans d'autres, dont plusieurs pour chaque segment, elle lui reste fixée. Les parties de cette masse fixées à l'épithélium péritonéal se convertissent en cordons en forme d'S (fig. 417, *st*), qui ne tardent pas à s'unir au canal segmentaire *wd*. La cavité générale se prolonge sur une courte distance dans le commencement de chacun de ces cordons, de sorte que cette partie de ceux-ci constitue un entonnoir péritonéal rudimentaire. Chez le Canard, l'union de la masse cellulaire intermédiaire à l'épithélium péritonéal s'étend plus en arrière que chez le Poulet.

Dans les tubes segmentaires antérieurs, qui ne se développent jamais complètement, les entonnoirs péritonéaux deviennent remarquablement larges, en même temps qu'ils acquièrent une lumière distincte. La portion de tube adjacente à chacun de ces entonnoirs s'invagine en partie, par suite de la

1. Kölliker a d'abord donné des figures exactes de ces formations à leurs premiers stades; mais c'est à Sedgwick (n° 549) que nous en devons la juste interprétation, ainsi que la première description satisfaisante du développement des organes excréteurs chez les Oiseaux.

formation d'un glomérule, qui s'accroît bientôt à un tel point qu'il se projette dans la cavité générale à travers l'entonnoir dont il remplit complètement le col (fig. 418, *gl*). Ainsi se constituent une série de glomérules péritonéaux libres appartenant aux tubules wolffiens antérieurs (1). Ces tubules cependant s'atrophient de bonne heure.

Quant au reste des tubules qui proviennent des cordons en forme d'S, leur insertion à l'épithélium péritonéal disparaît rapidement. Les cordons se creusent d'une cavité et s'ouvrent dans le canal segmentaire, tandis que leurs extrémités aveugles constituent des rudiments de corpuscules de Malpighi.

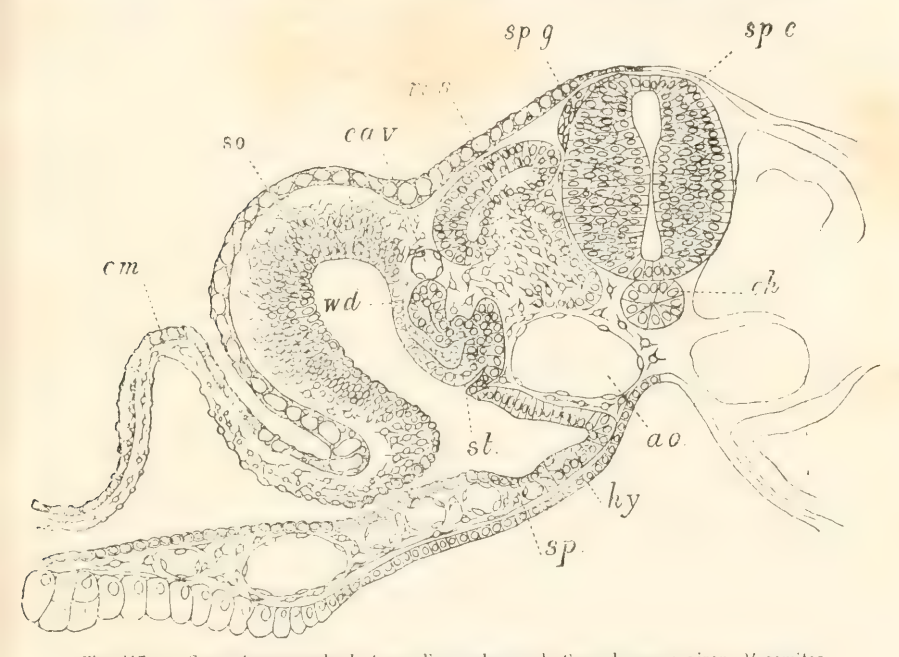


Fig. 417. — Coupe transversale du tronc d'un embryon de Canard avec environ 24 somites mésoblastiques (*).

Dans la partie postérieure du corps de Wolff du Poulet, la masse cellulaire intermédiaire se sépare de très bonne heure de l'épithélium péritonéal, et ce n'est que beaucoup plus tard qu'elle se divise en vésicules ovalaires semblables à celles des Reptiles et qui forment les rudiments des tubes segmentaires.

Des tubules segmentaires secondaires et tertiaires se développent, chez le Poulet, comme des différenciations directes du mésoblaste, sur le côté dorsal

(1) J'avais pris tout d'abord (n° 539), par erreur, ces glomérules externes pour le glomérule du pronéphros, à raison de leur ressemblance avec le glomérule du pronéphros des Amphibiens. Leur véritable signification a été établie par Sedgwick (n° 550).

(*) *am*, amnios. — *so*, somatopleure. — *sp*, splanchnopleure. — *wd*, canal de Wolff. — *st*, tube segmentaire. — *ca.v*, veine cardinale. — *ms*, plaque musculaire. — *sp.g*, ganglion rachidien. — *p.c*, cordon médullaire. — *ch*, notochorde — *ao*, aorte. — *hy*, hypoblaste.

des tubules primaires. Ils s'ouvrent dans le canal de Wolff par des orifices indépendants.

Chez les Mammifères, les tubules segmentaires prennent naissance (Egli) sous la forme des masses pleines, dans la même région que chez les Oiseaux et les Reptiles. On ignore si elles sont unies à l'épithélium péritonéal. Elles deviennent bientôt des vésicules ovalaires qui se développent en tubules complets à la manière déjà indiquée.

Après que le corps de Wolff s'est constitué, il se forme dans les deux sexes, chez tous les Amniotes, un conduit qui devient l'oviducte chez la femelle, mais qui, chez le mâle, est sans fonction et disparaît plus ou moins complètement. Malgré certaines particularités de son développement, ce conduit est sans doute l'homologue du canal de Müller des Ichthyopsidiens. On a trouvé, chez le Poulet, en rapport avec son extrémité antérieure, des formations qui sont probablement, pour des raisons exposées plus loin, homologues au pronéphros (Balfour et Sedgwick).

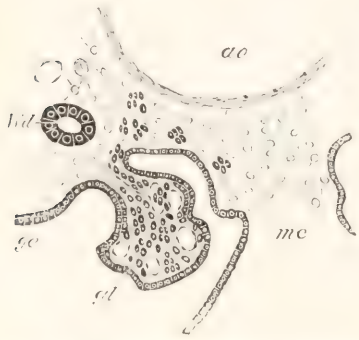


Fig. 418. — Coupe transversale du glomérule externe de l'un des tubes segmentaires antérieurs d'un embryon de Poulet d'environ 100 heures *.

Ce pronéphros, comme je l'appellerai, est constitué par un canal longitudinal légèrement contourné, avec trois ou un plus grand nombre d'orifices peritonéaux. A son premier état, il consiste en trois involutions ouvertes de l'épithélium péritonéal situées l'une à la suite de l'autre, et reliées ensemble par des épaississements épithéliaux plus ou moins bien délimités et en forme de bourrelets. Il dérive de la couche d'épithélium péritonéal épaissi, voisine de l'angle dorsal de la cavité générale, et il est situé à une distance considérable en arrière de l'extrémité antérieure du canal de Wolff.

A un stade un peu plus avancé, les bourrelets qui unissent les gouttières entre elles se séparent en partie, par étranglement, de l'épithélium péritonéal, et une lumière s'y développe. L'état de cette formation à ce stade se voit dans la figure 419, où sont représentées trois coupes transversales passant par deux gouttières et par le bourrelet qui les unit.

En fait, le pronéphros peut maintenant être décrit comme un canal légèrement contourné, qui s'ouvre dans la cavité générale par trois orifices en forme de gouttière, et qui se continue en arrière avec le rudiment du véritable canal de Müller.

* *gl*, glomérule. — *gc*, épithélium péritonéal. — *Wd*, canal de Wolff. — *ao*, aorte. — *me*, mésentère. Ni le tube segmentaire, ni les rapports entre les parties internes et externes du glomérule ne sont représentées dans cette figure.

Le pronéphros atteint, à ce stade, son plus haut degré de développe-

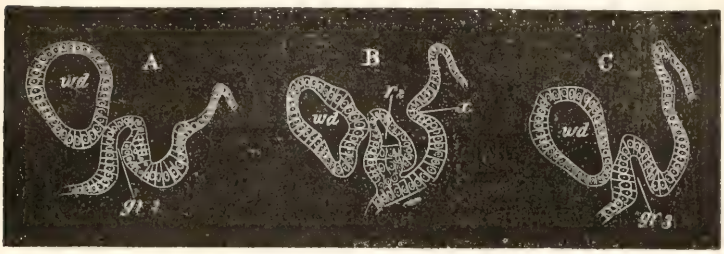


Fig. 419. — Coupes transversales de deux des invaginations péritonéales qui donnent naissance à la partie antérieure du canal de Müller (pronéphros) (d'après Balfour et Sedwick) (*).

ment et, comme dans tous les stades précédents, semble ne s'ouvrir que par trois orifices principaux dans la cavité générale; mais sur quelques

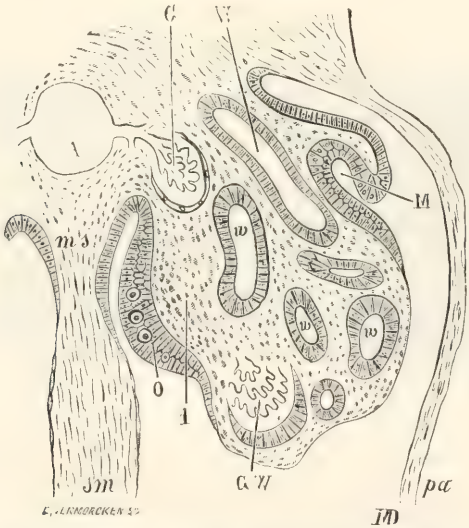


Fig. 420. — Coupe transversale du corps de Wolff, du pronéphros en voie de développement et des glandes génitales d'un embryon de Poulet au quatrième jour de l'incubation (d'après Waldeyer). Grossi 160 fois (**).

coupes, on voit des indices de l'existence possible d'une ou deux autres gouttières rudimentaires.

(*) A est la 11e coupe de la série ; B, la 15e ; C, la 18e. — *gr*2 et *gr*3, 2e et 3e gouttière. — *r*2, 2e bourrelet. — *wd*, canal de Wolff.

(**) A, aorte. — *ms*, *sm*, mésentère (l'intestin n'est pas compris dans la coupe). — *pa*, paroi abdominale latérale. — G, ramification vasculaire venue de l'aorte et allant former un *glomérule* du corps de Wolff (ou rein primitif). — W, coupe du canal de Wolff. — *w*, *w*, *w*, coupes diverses des ramifications (canaux secondaires du canal de Wolff). — GW, un de ces canaux en rapport avec un glomérule. — 1, stroma de la glande génitale. — O, épithélium de la glande génitale (épithélium germinatif très épaissi et montrant déjà des ovules primordiaux. — M, involution de l'épithélium germinatif donnant naissance au canal de Müller.

Sur un embryon un peu plus âgé que le dernier décrit, le pronéphros s'atrophie en tant que tel : ses deux orifices postérieurs disparaissent, et l'antérieur persiste comme orifice définitif du canal de Müller.

Le pronéphros est une formation essentiellement transitoire qui se développe et s'atrophie d'une manière complète entre la quatre-vingt-dixième et la cent vingtième heure de l'incubation.

La situation du pronéphros par rapport au corps de Wolff se voit sur la coupe (fig. 420), qui passe probablement dans une région comprise entre deux orifices péritonéaux. Aussi longtemps que persiste le pronéphros, le canal de Müller consiste simplement en un très faible rudiment en continuité avec le plus antérieur des trois orifices péritonéaux, et son extrémité pleine semble s'unir aux parois du canal de Wolff.

Après l'atrophie du pronéphros, le canal de Müller commence à s'accroître rapidement, et dans la première partie de son trajet, il semble se séparer sous la forme d'un cordon solide de la paroi externe ou ven-

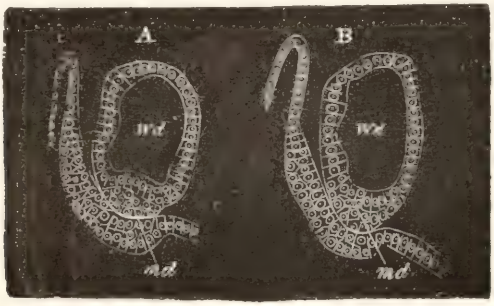


Fig. 421. — Coupes montrant la réunion de la portion pleine terminale du canal de Müller avec le canal de Wolff (d'après Balfour et Sedgwick) *.

trale du canal de Wolff (fig. 421). La lumière dont est creusée sa partie antérieure se continue ensuite dans ce cordon. Il en résulte qu'en avant, le canal se développe exactement de la même manière que le canal de Müller chez les Élasmobranches et les Amphibiens.

Ce mode de développement ne se présente toutefois que dans la partie antérieure du canal. En arrière, la pointe par laquelle il s'accroît est située dans une dépression de la paroi externe du canal de Wolff ; mais elle ne se fixe pas nettement à ce dernier. Bien que le canal de Müller de soit pas dû en réalité à une scission des parois de celui de Wolff, il est cependant possible qu'il s'accroisse en arrière aux dépens de cellules qui en dérivent.

* En A, la portion terminale du canal est entièrement libre ; en B, elle s'est unie à la paroi du canal de Wolff.

md, canal de Müller. — Wd, canal de Wolff.

Le canal de Müller finit par atteindre le cloaque ; mais il ne s'y ouvre que longtemps après chez la femelle, et jamais chez le mâle.

La description suivante, empruntée au mémoire que nous avons publié en commun, Sedgwick et moi, fera le mieux comprendre le mode d'accroissement du canal de Müller dans la partie postérieure de son trajet.

« Quelques coupes en avant de sa terminaison, le canal de Müller se montre, en coupe tranversale, sous la forme d'un canal ovalaire bien délimité, en contact d'un côté avec la paroi du canal de Wolff, de l'autre, avec l'épithélium germinatif. Peu à peu, cependant, à mesure que nous avançons en arrière, le canal de Müller s'élargit ; la paroi externe adjacente du canal de Wolff s'épaissit fortement, et dans sa partie moyenne elle est poussée en dedans, de manière qu'elle vient presque en contact avec la paroi opposée, et qu'elle forme en dehors une dépression dans laquelle se place le canal de Müller. Aussitôt que ce dernier a pris cette position, ses parois perdent la netteté de contours qu'elles offraient précédemment, et les cellules dont elles sont formées prennent une apparence vacuolaire singulière. On ne reconnaît plus de ligne nette de démarcation entre les parois du canal de Wolff et celles du canal de Müller ; mais entre elles est un étroit espace clair, traversé par un réseau irrégulier de fibres, dans quelques mailles duquel se trouvent des noyaux.

« Le canal de Müller se présente dans ces conditions sur un grand nombre de coupes, dans lesquelles les caractères particuliers qui viennent d'être décrits s'accusent de plus en plus à mesure qu'on se rapproche de son extrémité postérieure. Il continue à s'élargir et atteint ses plus grandes dimensions à peu près une coupe avant qu'il disparaisse. On y reconnaît une lumière jusqu'à son extrémité ; mais elle est d'ordinaire irrégulière dans ses contours et fréquemment traversée par des traînées de protoplasme. Enfin, le canal de Müller se termine brusquement, et dans la coupe qui suit immédiatement, le canal de Wolff reprend son aspect normal, en même temps qu'au niveau du canal de Müller sa paroi externe entre en contact avec l'épithélium germinatif. »

Avant de décrire le canal de Müller chez d'autres types d'Amniotes, il convient de dire quelques mots sur les identifications admises ci-dessus. L'identification du canal appelé ordinairement canal de Wolff avec le canal segmentaire (à l'exclusion du pronéphros), semble justifiée morphologiquement par les raisons suivantes : 1° il donne naissance à une partie du canal de Müller aussi bien qu'au conduit excréteur du corps de Wolff, et se comporte sous ce rapport exactement comme le canal segmentaire des Élasmobranches et des Amphibiens ; 2° il sert de conduit excréteur au corps de Wolff avant d'avoir donné naissance au canal de Müller ; 3° son mode de développement ressemble d'une manière frappante à celui du canal segmentaire de diverses formes inférieures.

Relativement au pronéphros, il est évident que l'organe que nous avons considéré comme tel, est, sous beaucoup de rapports, semblable au pronéphros des Amphibiens. L'un et l'autre se composent d'un canal longitudinal un peu contourné, avec un certain nombre d'orifices péritonéaux.

Les principales difficultés que l'on éprouve à admettre ces homologies résident :

1° Dans le fait que, chez les Oiseaux, le pronéphros n'est pas uni au canal segmentaire ;

2° Dans cet autre, qu'il est situé en arrière de l'extrémité antérieure du corps de Wolff.

Pour ce qui concerne la première de ces difficultés, on doit se rappeler que dans la formation du canal de Müller chez les Élasmobranches, l'extrémité antérieure indivise du canal segmentaire primitif, avec l'orifice péritonéal qui représente probablement le pronéphros, est fixée au canal de Müller et non au canal de Wolff, bien qu'on observe l'inverse chez les Amphibiens. Pour expliquer la discontinuité du pronéphros avec le canal segmentaire, il suffit d'admettre que le canal segmentaire et le pronéphros, qui se développent chez les Ichthyopsidiens comme une formation unique, constituent des formations indépendantes chez les Oiseaux, hypothèse qui n'a rien d'absurde, si l'on réfléchit que, chez l'Oiseau, le pronéphros est sans aucun doute absolument dépourvu de fonctions.

Quant à la situation reculée du pronéphros, on remarquera seulement qu'un changement de position pourrait facilement survenir après que le développement est devenu indépendant, et que ce déplacement est probablement corrélatif d'un déplacement de l'orifice abdominal du canal de Müller.

Le pronéphros n'a été observé que chez les Oiseaux, et il ne se développe probablement pas chez d'autres Amniotes. D'ordinaire, on regarde également le canal de Müller comme provenant d'une gouttière de l'épithélium péritonéal, que l'on voit chez le Lézard sur la figure 369 *md.*, et qui se continue en arrière sous la forme d'un cordon primitivement plein, dans l'espace compris entre le canal de Wolff et l'épithélium péritonéal, sans se fixer à ce canal.

Après la formation du canal de Müller, le conduit excréteur du mésonéphros devient le canal proprement dit du mésonéphros ou canal de Wolff.

Lorsque ces changements ont eu lieu, apparaît un nouvel organe d'une importance considérable, le rein définitif ou métanéphros.

Métanéphros. — Jusqu'ici, le mode de développement du métanéphros n'est connu d'une manière satisfaisante que chez le Poulet (Sedgwick, n° 549). L'uretère et les tubes collecteurs du rein naissent d'un diverticule dorsal de l'extrémité postérieure du canal de Wolff. Ce diverticule s'accroît en avant et s'étend le long du bord externe d'une masse de tissu mésoblastique, qui est surtout située derrière le corps de Wolff, mais qui en recouvre un peu aussi la face dorsale.

Cette masse de cellules mésoblastiques peut être appelée le *blastème du métanéphros*. D'après la description de Sedgwick, dont j'ai vérifié moi-même l'exactitude, elle dérive, chez le Poulet, de la masse cellulaire intermédiaire, dans la région comprise à peu près entre le trente et unième et le trente-quatrième somite. Elle est d'abord en continuité avec la partie de la masse cellulaire intermédiaire de la région située immédiatement en avant, partie qui se divise en canali-

cules wolffiens et dont on ne peut la distinguer par sa structure. Toutefois, le blastème du métanéphros reste absolument passif pendant que se constituent les canalicules wolffiens dans le blastème adjacent ; et après la formation de l'uretère, il se sépare du corps de Wolff qui le précède pour s'étendre ensuite en avant et du côté dorsal, et se placer au bord interne de l'uretère dans la position qui vient d'être décrite.

Pendant le développement ultérieur du rein, des tubes collecteurs naissent de l'uretère et se mettent en continuité avec des amas de cellules du blastème du métanéphros, qui se différencient ensuite en les canalicules rénaux.

Ce processus me semble prouver *que le rein des Amniotes est une portion postérieure spécialement différenciée du mésonéphros primitif.*

D'après la manière de voir de Remak et de Kölliker, les diverticules de l'uretère donnent naissance à la totalité des canalicules urinifères et aux capsules des corpuscules de Malpighi, tandis que le mésoblaste environnant forme les vaisseaux sanguins, etc. D'un autre côté, quelques observateurs (Kupffer, Bornhaupt, Braun) soutiennent, conformément à la description précédente, que les diverticules de l'uretère ne forment que les tubes collecteurs, et que les canalicules sécréteurs, etc., se développent *in situ* dans le mésoblaste adjacent.

Braun (n° 542) a été conduit à cette conclusion que, chez les Lacertiens, le tissu dont se forment les canalicules du métanéphros dérive de bourgeons solides irréguliers de l'épithélium péritonéal, qui se développent en arrière du corps de Wolff, mais dans une situation correspondante à celle dans laquelle les tubes segmentaires prennent naissance. Après s'être séparés de l'épithélium péritonéal, ces bourgeons s'unissent entre eux, et constituent un cordon auquel l'uretère envoie les diverticules latéraux déjà décrits. Ces derniers s'unissent aux canalicules sécréteurs et aux corpuscules de Malpighi formés *in situ*. Chez les Lacertiens, le blastème du rein s'étend jusqu'à la région postanale. Mais les données de Braun sur l'origine du blastème du métanéphros ne me paraissent pas suffisamment démontrées.

L'uretère ne reste pas longtemps uni au canal de Wolff, mais son orifice se reporte peu à peu en arrière, jusqu'à ce qu'il s'ouvre (entre le sixième et le huitième jour chez le Poulet) d'une manière indépendante dans le cloaque.

Le plus important des changements qui surviennent ultérieurement dans le système excréteur, est l'atrophie de la plus grande partie du corps de Wolff, et la transformation, chez le mâle, du canal wolffien en canal déférent, comme chez les Amphibiens et les Élasmobranches.

Les connexions du testicule avec le canal de Wolff sont très remarquables, mais elles peuvent se déduire de la disposition primitive caractéristique observée chez les Élasmobranches et les Amphibiens.

On peut distinguer, dans les parties qui unissent le testicule au

corps de Wolff, deux sortes de formations : 1° celle qui correspond au réseau testiculaire des types inférieurs; 2° celle qui dérive des tubes segmentaires. On doit sans doute reconnaître la première dans des excroissances particulières naissant des corpuscules de Malpighi à la base des testicules.

Ces excroissances furent d'abord rencontrées par Braun chez les Reptiles, et se composent, dans ce groupe, d'une série de bourgeons nés des corpuscules malpighiens primaires (?) le long de la base du testicule; ils s'unissent et forment, dans la substance de cette glande, un cordon interrompu, dont dérive dans la suite, par différenciation, les canalicules testiculaires (à l'exception des cellules séminifères). Excepté les deux ou trois premiers, ces bourgeons se détachent des corpuscules de Malpighi. On trouve chez la femelle, des bourgeons semblables à ceux que l'on observe chez le mâle, mais plus tard ils s'atrophient.

J'ai moi-même découvert chez les Mammifères (n° 555) des bourgeons homologues de ceux qui ont été trouvés par Braun. Il y a incertitude sur les parties des canalicules testiculaires auxquelles ils donnent naissance; mais les *vasa recta* (canalicules droits) et le *rete vasculosum* au moins en dérivent probablement.

On les rencontre également chez la femelle des Mammifères, et il en naît des cordons situés dans l'ovaire, qui peuvent persister pendant toute la vie.

La comparaison des canalicules dérivés de ces formations, au réseau testiculaire des Élasmobranches et des Amphibiens, trouve sa justification dans ce fait, que les premiers, comme le second, naissent sous la forme de bourgeons des corpuscules malpighiens primaires, d'où ils s'étendent dans le testicule pour entrer en connexion avec le stroma spermogène proprement dit.

De même que dans les types inférieurs, la liqueur séminale arrive du réseau testiculaire au canal wolffien par une partie des tubes glandulaires du corps de Wolff. Chez les Reptiles, les deux ou trois tubes segmentaires antérieurs, au niveau du testicule, remplissent probablement cette fonction. Chez les Mammifères, les *vasa efferentia*, c'est-à-dire les *coni vasculosi*, semblent, d'après la manière de voir généralement admise, avoir la même signification, bien que Banks et d'autres investigateurs les regardent comme des formations qui se sont développées d'une manière indépendante. De nouvelles recherches sur ce point sont nécessaires. Chez les Oiseaux, une connexion entre le corps de Wolff et le testicule semble s'établir comme dans les autres types. Le canal wolffien devient lui-même, chez les mâles de tous les Amniotes, le canal déférent et le canal enroulé de l'épididyme, cette dernière formation (à l'exception de la tête) dérivant entièrement du canal de Wolff.

Chez la femelle, le canal wolffien s'atrophie plus ou moins complètement.

Chez les Serpents (Braun), la partie postérieure persiste à l'état de canal sans fonction, qui part de l'ovaire et s'ouvre dans le cloaque. Chez les Geckos (Braun), elle persiste également comme un petit canal qui s'unit à l'uretère ; enfin chez les Orvets, une partie considérable du canal est conservée, tandis que chez les *Lacerta*, il n'en reste que des fragments disjoints.

Chez les Mammifères, la partie moyenne du conduit, qui reçoit le nom de canal de Gaertner, persiste chez la femelle de quelques Singes, du Porc et de beaucoup de Ruminants.

Le corps de Wolff s'atrophie presque complètement dans les deux sexes, bien que, comme nous l'avons dit plus haut, il en reste, en face du testicule, une partie qui devient la tête de l'épididyme. La partie postérieure de cette glande, depuis le niveau du testicule, en peut être appelée la partie sexuelle, la partie antérieure en constituant la partie non sexuelle. La dernière, c'est-à-dire la partie antérieure, se résorbe en premier lieu, et chez quelques Reptiles, la postérieure, étendue depuis la région des glandes génitales aux reins définitifs, persiste jusque dans la seconde année.

Divers restes du corps de Wolff se rencontrent dans les deux sexes de différents types à l'état adulte. Le plus constant est peut-être la partie qui, chez la femelle, correspond à la tête de l'épididyme ainsi qu'à une partie du tube enroulé de l'épididyme, et que l'on peut appeler avec Waldeyer, l'*epoophoron* (1). Ce dernier se rencontre chez les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères, mais sous une forme très rudimentaire dans le premier de ces groupes. Les restes de la partie antérieure non génitale des corps de Wolff ont été désignés par Waldeyer sous les noms de *parepididymis* chez le mâle, et de *paroophoron* chez la femelle. Ces restes font défaut (Braun) chez les Reptiles, mais on prétend qu'ils existent chez les Oiseaux, aussi bien chez le mâle que chez la femelle, comme un petit organe composé de tubes terminés par une extrémité aveugle, avec du pigment jaune. Chez quelques Mammifères mâles (y compris l'Homme), on trouve un parépididyme sur le bord supérieur du testicule, et on lui donne ordinairement le nom d'organe de Giraldès.

Ainsi que nous l'avons dit, le canal de Müller devient l'oviducte chez la femelle. A l'origine, les deux canaux s'ouvrent séparément dans le cloaque ; mais chez les Mammifères, cette disposition subit une modification ultérieure, dont nous parlerons dans un paragraphe particulier. Chez les Oiseaux, l'oviducte droit s'atrophie, laissant parfois un vestige. Chez le mâle, les canaux de Müller s'atrophient de même plus ou moins complètement.

(1) Cet organe reçoit aussi le nom de *parovarium* (His), et d'organe de Rosenmüller.

Chez la plupart des Reptiles et des Oiseaux, l'atrophie des canaux de Müller est complète chez le mâle ; mais dans les genres *Lacerta* et *Anguis*, Leydig en a découvert un rudiment de la partie antérieure sous la forme d'un canal contourné. Chez le Lapin (Kölliker) [1] et sans doute chez d'autres Mammifères, les canaux disparaissent probablement tout entiers ; mais chez quelques-uns, l'Homme par exemple, les extrémités inférieures réunies des canaux de Müller donnent naissance à une poche qui s'ouvre dans l'urèthre, et qu'on désigne sous le nom d'utérus mâle (*uterus masculinus*) ; et dans d'autres cas, par exemple chez le Castor et l'Ane, ces vestiges sont plus développés et peuvent se prolonger en deux cornes homologues de celles de l'utérus (Weber).

L'hydatide de Morgagni, chez le mâle, est supposée (Waldeyer) représenter l'orifice abdominal de la trompe de Fallope de la femelle, et être par conséquent un reste du canal de Müller.

Modifications qui surviennent dans les parties inférieures des canaux génito-urinaires des Amniotes.

Cordon génital. — Chez les Monodelphes, la partie inférieure des canaux de Wolff s'entoure, dans les deux sexes, d'un cordon particulier, désigné sous le nom de cordon génital (fig. 422, *gc*), qui comprend aussi dans sa portion inférieure les canaux de Müller. Chez le mâle, les canaux de Müller s'atrophient dans ce cordon, excepté à leur extrémité distale, où ils se réunissent pour former l'utérus mâle. Après être devenus les *vasa deferentia* (canaux déférents), les canaux de Wolff restent encore pendant quelque temps compris dans le cordon commun, mais, dans la suite ils se séparent l'un de l'autre. Les vésicules séminales sont des diverticules des canaux déférents.

Chez la femelle, les canaux de Wolff s'atrophient dans l'intérieur du cordon génital, bien qu'on en distingue pendant longtemps des vestiges, qui peuvent même persister indéfiniment. Les parties inférieures des canaux de Müller s'unissent pour former le vagin et le corps de l'utérus. La réunion commence dans la partie moyenne, d'où elle s'étend en avant et en arrière ; le stade correspondant à cette jonction moyenne se conserve d'une manière permanente chez les Marsupiaux.

Sinus urogénital et organes génitaux externes. — Chez tous les Amniotes, s'ouvrent d'abord dans le cloaque commun, l'intestin en haut, l'allantoïde en bas, et sur les côtés les canaux de Wolff et de Müller, ainsi que les uretères. Cet état embryonnaire persiste chez les Reptiles et les Oiseaux. Dans les deux groupes, l'allantoïde sert de vessie urinaire chez l'embryon ; mais tandis qu'elle s'atrophie chez

[1] D'après Weber (n° 553), il existe un utérus mâle chez le Lapin ; mais la description qu'il en donne n'est nullement satisfaisante, et Kölliker en nie visiblement l'existence.

les Oiseaux, son pédoncule se dilate chez les Reptiles pour former une vessie urinaire définitive. Chez les Mammifères, la portion dorsale du cloaque, avec l'intestin, se sépare tout d'abord en partie, par étranglement, de la ventrale, qui forme alors un sinus urogénital (fig. 422, *ug*). Dans le cours ultérieur du développement, chez tous les Mammifères, à l'exception des Ornithodelphes, le sinus urogénital se sépare complètement du cloaque intestinal, et ces deux parties acquièrent des orifices externes distincts. Les uretères (fig. 422, 3) s'ouvrent plus haut que les autres canaux dans le pédoncule de l'allantoïde, qui se dilate pour former la vessie (4). Le pédoncule qui unit la vessie à la paroi ventrale du corps constitue l'ouraque, et s'oblitère avant la fin de la vie embryonnaire. La portion du pédoncule de l'allantoïde située au-dessous des orifices des uretères se rétrécit et forme l'urèthre, qui s'ouvre dans le cloaque génito-urinaire en même temps que les canaux de Wolff et de Müller.

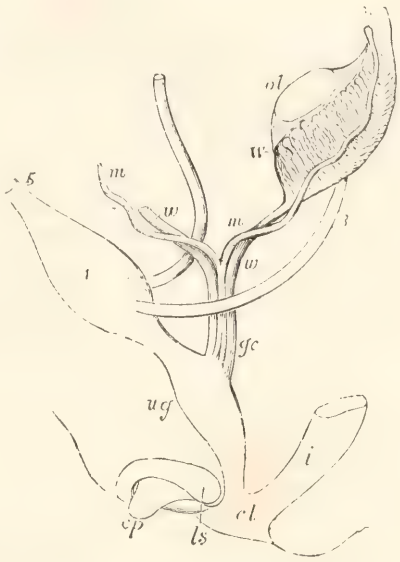


Fig. 422. — Diagramme représentant les organes génito-urinaires d'un Mammifère à l'un des premiers stades (d'après Allen Thomson ; empruntée à l'*Anatomy* de Quain) (*).

En avant de ce cloaque, se développe un tubercule génital (fig. 422, *cp*), présentant sur sa surface inférieure un sillon qui fait suite à l'orifice génito-urinaire, et de chaque côté, un repli génital (*ls*). Chez le mâle, les bords du sillon se soudent ensemble en comprenant entre eux l'orifice du cloaque génito-urinaire, et le tubercule lui-même devient le pénis, le long duquel se continue le conduit génito-urinaire commun. Quant aux deux replis génitaux, ils s'unissent d'arrière en avant pour former le scrotum.

Chez la femelle, le sillon que présente le tubercule génital disparaît peu à peu, et ce dernier devient le clitoris, qui est par conséquent l'homologue du pénis. Les deux replis génitaux forment les grandes lèvres

(*) Les parties sont surtout représentées de profil, mais les canaux de Müller et de Wolff sont vus par leur face antérieure.

3, uretère. — 4, vessie urinaire. — 5, ouraque. — *ot*, bourrelet génital (ovaire ou testicule). — W, corps wolffien gauche. — *x*, son sommet, d'où proviennent plus tard les cônes vasculaires. — *w*, canal de Wolff. — *m*, canal de Müller. — *gc*, cordon génital, composé des canaux de Wolff et de Müller enveloppés dans une gaine commune. — *i*, rectum. — *ug*, sinus urogénital. — *cp*, proéminence qui devient le clitoris ou le pénis. — *ls*, bourrelet dont proviennent les grandes lèvres ou le scrotum.

labia majora). L'urèthre et le vagin s'ouvrent séparément dans le sinus uro-génital commun.

Conclusions générales et résumé.

Pronéphros. — Sedgwick a montré que le pronéphros existe constamment chez les types à développement larvaire, et qu'il manque ou est imparfaitement développé dans ceux chez lesquels la plus grande partie du développement s'effectue dans l'œuf. C'est ainsi qu'effectivement, il fait défaut chez les embryons d'Elasmobranches et d'Amniotes, tandis qu'on le rencontre chez les larves de toutes les autres formes.

Il résulte de cette coïncidence, d'après des principes déjà établis dans un chapitre précédent sur les formes larvaires, de fortes présomptions pour que le pronéphros soit un organe ancestral; et rapprochée de ce fait, que cet organe est la partie du système excréteur la première développée, et souvent le seul organe d'excrétion pendant une longue période, elle conduit à conclure que le pronéphros et son conduit excréteur, le canal segmentaire, sont les parties les plus primitives du système excréteur des Vertébrés. Cette conclusion concorde précisément avec celle à laquelle ont été conduits Gegenbaur et Fürbringer.

Le canal du pronéphros se développe constamment avant la glande, et son développement peut s'effectuer selon deux types différents, soit par la fermeture d'une gouttière continue de l'épithélium péritonéal somatique (Amphibiens, Téléostéens, *Lepidosteus*), soit par la formation d'une saillie pleine, ou cordon de cellules dérivées du mésoblaste somatique, qui s'étend en arrière entre l'épiblaste et le mésoblaste (*Petromyzon*, Élasmobranches et Ammiotes).

Il est absolument certain que le second de ces processus n'est pas un résumé fidèle de l'évolution du canal dont il s'agit, et bien que l'on puisse plutôt tirer du processus que l'on observe chez les Amphibiens et les Téléostéens quelques indications sur la manière dont le canal du pronéphros s'est primitivement constitué, on ne peut encore rien conclure de certain à cet égard.

Le mode de développement du pronéphros lui-même dépend évidemment en partie de celui de son canal excréteur. Chez le *Petromyzon*, où ce canal est d'abord sans communication avec la cavité générale, le pronéphros se forme comme une série de diverticules qui naissent du canal, rencontrent l'épithélium péritonéal et s'ouvrent dans la cavité générale; mais dans d'autres cas, il dérive de l'extrémité antérieure ouverte de la gouttière qui donne naissance au canal segmentaire. L'extrémité ouverte de cette gouttière peut rester simple (Téléostéens, Ganoïdes), ou se diviser en deux, trois, ou un plus grand

nombre d'orifices (Amphibiens). Dans l'un et l'autre cas, la partie principale de la glande se forme par des circonvolutions du tube en connexion avec l'entonnoir ou les entonnoirs péritonéaux. Les entonnoirs péritonéaux du pronéphros semblent offrir un arrangement segmentaire.

Le pronéphros se distingue du mésonéphros par des particularités de développement aussi bien que de structure. La plus importante, parmi les premières, consiste dans ce fait que les tubules glandulaires dont il est formé sont constamment des excroissances du canal segmentaire, tandis que dans le mésonéphros, la formation de ces tubes est toujours ou presque toujours (1) indépendante du canal.

La principale particularité de structure que présente le pronéphros, est l'absence de corpuscules de Malpighi offrant les mêmes relations que dans le méso- et le métanéphros, à moins qu'on ne regarde comme tels les formations que l'on rencontre chez la Myxine. Au point de vue fonctionnel, le rôle de ces corpuscules est rempli par le bourrelet péritonéal vasculaire dont nous avons parlé dans les pages précédentes sous le nom de glomérule.

Que ce corps soit réellement en relation fonctionnelle avec le pronéphros, c'est ce que semblent indiquer : 1° son occurrence constante avec le pronéphros et sa situation en face des orifices péritonéaux de cette glande ; 2° la simultanéité de son atrophie et de celle du pronéphros ; 3° le fait qu'il s'isole en même temps que l'orifice du pronéphros dans un compartiment spécial de la cavité générale chez les Téléostéens et les Ganoïdes, et seulement en partie dans un semblable compartiment chez les Amphibiens.

Dans la plupart des types, le pronéphros s'atrophie plus ou moins complètement ; cependant, il persiste probablement pendant la vie chez les Téléostéens et les Ganoïdes ; et chez quelques membres du premier de ces groupes, il constitue peut-être le seul organe d'excrétion de l'adulte.

La cause qui en détermine l'atrophie est peut-être liée à ce fait, qu'il est situé dans la région péricardique de la cavité générale, dont la partie dorsale s'oblitère lors de la formation d'un péricarde fermé ; et sa persistance chez les Téléostéens et les Ganoïdes peut, d'après cette manière voir, tenir à ce que, dans ces types, son entonnoir péritonéal et son glomérule s'isolent de bonne heure dans une cavité particulière.

Mésonéphros. — Le mésonéphros se compose dans tous les cas d'une série de canalicules (tubes segmentaires) qui se développent indépendamment du canal segmentaire. Sous sa forme typique, chaque cana-

(1) Selon Sedgwick, quelques-uns des tubes segmentaires antérieurs des Oiseaux font exception à la règle générale, d'après laquelle aucune excroissance du canal segmentaire ou conduit du mésonéphros, n'irait rencontrer les tubes segmentaires.

licule comprend : 1° un entonnoir péritonéal qui s'ouvre dans 2° un corpuscule de Malpighi ; de celui-ci part 3° un tube glandulaire pelotonné qui débouche enfin par 4° un tube collecteur dans le canal segmentaire, lequel constitue le canal *primitif* du mésonéphros aussi bien que du pronéphros.

Le développement des canalicules du mésonéphros est soumis à des variations très étendues.

1° Ils peuvent naître comme des différenciations de la masse cellulaire intermédiaire, et être dès le début pourvus d'une lumière qui s'ouvre dans la cavité générale et qui dérive directement de la portion de cette cavité que renferme la masse cellulaire intermédiaire ; les entonnoirs péritonéaux persistent alors souvent chez l'adulte (Élasmobranches).

2° Ils peuvent naître sous la forme de cordons pleins, fixés ou non sur l'épithélium péritonéal, qui, après s'être, dans le premier cas, séparés de cet épithélium, s'y unissent de nouveau dans la suite par un prolongement qu'ils envoient en bas et qui forme un entonnoir péritonéal, lequel peut ou non persister (Esturgeon, Amphibiens).

3° Ils peuvent se former comme dans le dernier cas, mais sans contracter aucune connexion secondaire avec l'épithélium péritonéal (Téléostéens, Amniotes). L'insertion primitive sur cet épithélium peut toutefois coïncider avec le développement d'un véritable entonnoir péritonéal (Oiseaux, Lacertiens).

D'après certaines considérations physiologiques, de ces trois modes de développement, le premier paraît être le plus primitif. Le développement des tubes sous la forme de cordons pleins peut difficilement être considéré comme primaire.

Une question relative aux tubes segmentaires et qui exige une réponse, est celle de l'homologie des orifices péritonéaux développés secondairement chez les Amphibiens, avec les orifices primaires des Elasmobranches. D'un côté, si les orifices sont homologues dans les deux types, on comprend difficilement pourquoi l'attache péritonéale primitive disparaîtrait chez les Amphibiens, pour se rétablir simplement bientôt après. Il est encore plus difficile de comprendre, d'un autre côté, quel avantage physiologique pourrait résulter, si l'on rejette l'homologie des orifices, du remplacement de l'orifice primaire par un orifice secondaire exactement semblable au premier. Eu égard aux variations considérables que présentent dans leur développement des parties incontestablement homologues, je suis porté à admettre l'homologie des orifices dans les deux types.

Chez le plus grand nombre des Vertébrés inférieurs, les tubes du mésonéphros offrent tout d'abord un arrangement segmentaire, qui en est sans doute la manière d'être primitive. Eisig a fait voir récemment, par une intéressante découverte, que l'existence simultanée de deux, trois ou plus, de ces tubes dans un seul segment chez les Amphi-

biens, les Oiseaux et les Mammifères, a son parallèle chez les Chétopodes, par le fait de la coexistence, chez quelques Capitellidés, de plusieurs organes segmentaires dans un seul segment.

A propos de la disposition segmentaire du mésonéphros, il convient peut-être de rappeler le fait que chez les Élasmobranches, de même que chez d'autres types, il existe des traces de tubes segmentaires dans quelques segments de la région postanale. A tous les tubes segmentaires s'adjoint un corpuscule de Malpighi, qui se développe près de l'extrémité du tube adjacente à l'orifice péritonéal, ou dans un point homologue pour les tubes dépourvus d'un tel orifice. L'extrémité opposée du tube se réunit toujours au canal segmentaire.

Chez certains types, des tubes secondaires et tertiaires se développent dans beaucoup de segments du mésonéphros, surtout dans les postérieurs ; ils se réunissent aux canaux collecteurs des tubes primaires et, comme ceux-ci, sont pourvus de corpuscules de Malpighi à leur extrémité fermée.

A mon avis, il est peu ou point douteux que, chez les différents types, les tubes secondaires soient homodynames, sinon homologues. Dans ces conditions, on est surpris de voir par quels procédés dissemblables ils prennent naissance. Chez les Élasmobranches, le corpuscule malpighien d'un segment émet un bourgeon qui s'unit au tube collecteur du segment précédent et qui, après s'être séparé plus tard du corpuscule de Malpighi dont il provient, forme un nouveau corpuscule secondaire à son extrémité fermée. Ainsi, les tubes secondaires d'un segment naissent sous forme de bourgeons du segment situé en arrière. Chez les Amphibiens (Salamandres) et les Oiseaux, les tubes secondaires se développent d'une manière indépendante dans le mésoblaste. Ces différences considérables dans le mode de développement sont importantes au point de vue de l'homologie du métanéphros ou rein définitif, que nous discutons plus bas.

Avant de quitter le mésonéphros, quelques considérations hypothétiques relatives à son origine et à ses relations avec le pronéphros méritent encore d'être exposées; nous renverrons toutefois à une discussion ultérieure la difficile question de l'homologie des tubes segmentaires avec les organes segmentaires des Chétopodes.

C'est une particularité du développement des tubes segmentaires, qu'ils se terminent d'abord par des extrémités fermées, bien qu'ils s'accroissent ensuite jusqu'à ce qu'ils atteignent le canal segmentaire, auquel ils s'unissent directement, sans que celui-ci ait envoyé à leur rencontre (1) aucune sorte de bourgeon. Il est difficile de comprendre comment des entonnoirs péritonéaux terminés en culs-de-sac et dépourvus d'orifice externe auraient

(1) Ainsi qu'il a été mentionné dans la note de la page 671, Sedgwick soutient que les tubes segmentaires antérieurs du Poulet constituent une exception à cette règle générale.

pu remplir une fonction d'excrétion ; nous sommes donc plutôt conduits à supposer que ces entonnoirs, qui deviennent les tubes segmentaires, étaient dès le début pourvus chacun d'un orifice en communication avec l'extérieur, ou qu'ils étaient unis au canal segmentaire. S'ils étaient primitivement pourvus d'orifices externes, nous pouvons alors admettre que c'est secondairement qu'ils se sont unis au conduit excréteur du pronéphros (canal segmentaire), et qu'ils ont perdu ensuite leurs orifices externes, puisqu'il n'en reste aucune trace, même dans l'ontogénie du système. Il me paraît plus probable que le pronéphros, avec son canal s'ouvrant dans le cloaque, était le seul organe d'excrétion des ancêtres non segmentés des Chordata, et qu'après l'allongement du tronc et sa segmentation ultérieure, il s'est développé une série de tubes segmentaires métamériques ouverts dans le canal segmentaire, et dont chacun était en quelque sorte l'homologue sérialaire du pronéphros primitif. Ce dernier a pu ensuite, avec la segmentation du tronc, prendre l'arrangement métamérique plus ou moins net de ses parties.

Une autre hypothèse est possible : les tubes segmentaires peuvent être des dérivés modifiés des branches latérales postérieures du pronéphros, qui ont pu, à l'origine, s'étendre sur toute la longueur de la cavité générale. Si cette hypothèse est vraie, il faut admettre que lorsque l'ancêtre non segmenté des Chordata se divisa en segments, les branches postérieures de l'organe excréteur primitif prirent un arrangement segmentaire, et que, corrélativement aux modifications graduelles dont elles furent ainsi le siége, l'époque de leur développement se trouva reculée de manière à coïncider jusqu'à un certain point avec celle de la formation des segments auxquels elles appartenaient. Le changement apporté par là à leur mode de développement ne serait sans aucun doute pas plus profond que celui survenu dans les tubes segmentaires qui, après s'être développés primitivement sur le type élasmobranche, en sont arrivés à se former chez les Salamandres, les Oiseaux, etc., dans la partie postérieure du mésonéphros.

Conduits génitaux. — Jusqu'ici, nous avons examiné l'origine et le développement des organes d'excrétion sans avoir égard aux modifications qui résultent de ce fait, que leurs conduits excréteurs servent aussi de conduits génitaux. Cet état non modifié des organes d'excrétion se rencontre peut-être d'une manière permanente chez les Cyclostomes [1], et temporairement chez les embryons de la plupart des formes.

Les produits de la génération paraissent avoir été, à l'origine, versés librement dans la cavité générale et portés à l'extérieur par les pores abdominaux (voy. p. 575).

Les relations secondaires des canaux de l'excrétion avec les organes génitaux semblent avoir été amenées par ce fait, qu'un orifice en communication avec l'extrémité pronéphridienne du canal segmentaire

1. Il n'est nullement certain que l'évacuation au dehors des produits de la génération par les pores abdominaux, chez les Cyclostomes, ne soit pas le résultat d'une dégénérescence.

aurait eu pour fonction de recevoir les produits de la génération et de les transmettre au dehors; *de sorte que, primitivement, le canal segmentaire a dû servir de conduit excréteur, à la fois pour les produits de la génération et la sécrétion du pronéphros* (exactement comme le fait encore actuellement le canal de Wolff pour les produits du testicule et la sécrétion du corps de Wolff, chez les Élasmobranches et les Amphibiens).

On admettrait difficilement que l'orifice par lequel les produits de la génération pénétraient dans le canal segmentaire se soit spécialement développé pour cet usage, tandis qu'il a dû être presque certainement l'un des orifices péritonéaux du pronéphros. Le canal segmentaire remplissant en même temps une fonction génitale et une fonction urinaire, il a dû en résulter, comme conséquence (par un processus de sélection naturelle), une nouvelle différenciation, en vertu de laquelle ce canal se divisa en deux, un canal de Müller ventral, et un canal de Wolff dorsal.

Le canal de Müller était probablement en continuité avec un ou plusieurs des orifices abdominaux du pronéphros, qui servaient de pores génitaux. A l'origine, le canal segmentaire se scindait sans doute suivant sa longueur en deux parties égales, et, par exception, ce mode de division s'est conservé chez quelques Élasmobranches ; mais peu à peu la fonction génitale du canal de Müller retentit de plus en plus sur le développement embryonnaire, de telle sorte que, dans le cours des temps, le développement de ce canal se fit de moins en moins aux dépens du canal de Wolff. Ce processus semble avoir été en partie suivi chez les Élasmobranches, et encore plus chez les Amphibiens, qui, sous ce rapport, présentent un état moins primitif que ces Poissons ; il est même allé plus loin chez les Oiseaux, et il est possible que, chez quelques Amniotes, le canal de Müller et le canal segmentaire se développent en réalité indépendamment l'un de l'autre, comme c'est exceptionnellement le cas chez quelques individus parmi les Salamandres (Fürbringer).

Il n'est pas douteux que l'orifice abdominal se soit de même spécialisé. Il est fort possible que, primitivement, plus d'un des entonnoirs péritonéaux du pronéphros ait servi à l'admission des produits génitaux, cette fonction s'étant, en tout cas, restreinte dans la suite à un seul d'entre eux.

On a observé trois types différents de développement de l'orifice abdominal du canal de Müller.

Chez les Amphibiens (*Salamandra*), l'orifice permanent du canal de Müller se forme indépendamment du pronéphros, à quelque distance en arrière de cet organe.

Chez les Élasmobranches, l'orifice primitif du canal segmentaire forme l'orifice permanent du canal de Müller, et un pronéphros proprement dit ne semble pas se développer.

Chez les Oiseaux, des trois orifices du pronéphros rudimentaire, l'antérieur persiste comme orifice permanent du canal de Müller.

Ces trois modes de développement représentent très probablement des modifications spéciales d'un état primitif vers trois directions différentes. Chez les Amphibiens, la spécialisation de l'orifice du canal de Müller a été portée si loin qu'il n'a plus aucune connexion avec le pronéphros. C'était sans doute à l'origine l'un des orifices postérieurs de cette glande.

Chez les Élasmobranches, d'un autre côté, l'orifice fonctionnel se forme à une période où nous nous serions attendus à voir le pronéphros se développer. Cet état est très vraisemblablement dû à une différenciation en vertu de laquelle le pronéphros a peu à peu cessé de se développer, tandis que l'un de ses orifices péritonéaux s'est conservé comme orifice abdominal du canal de Müller. Chez les Oiseaux, enfin, la différenciation semble avoir pris une troisième direction, puisque, chez les ancêtres du groupe, le pore antérieur ?) du rein céphalique semble s'être spécialisé comme orifice permanent du canal de Müller.

D'ordinaire le canal de Müller se constitue plus ou moins complètement dans les deux sexes. Chez les Ganoïdes, où la séparation entre ce canal et celui de Wolff ne s'étend pas jusqu'au cloaque, il sert probablement, ainsi que chez les Dipnoïques, à l'évacuation des produits génitaux des deux sexes. Dans d'autres cas cependant, les produits de la femelle arrivent seuls au dehors par cette voie, et il est nécessaire d'expliquer dans ces cas la formation partielle ou complète du canal de Müller chez le mâle. On peut le faire en admettant que la disposition observée chez les Ganoïdes était primitive chez les ancêtres des autres formes, ou en supposant que les caractères primitivement acquis par la femelle se sont transmis par hérédité aux deux sexes.

C'est une question encore pendante de savoir si la nature des conduits génitaux des Téléostéens peut s'expliquer par la comparaison de ces conduits avec ceux des Ganoïdes. Le fait que les canaux de Müller du Ganoïde osseux le *Lepidosteus* s'unissent aux organes de la génération et ressemblent par là aux conduits génitaux des Téléostéens (1), fournit un puissant argument en faveur de l'opinion que, chez ceux-ci, les conduits génitaux des deux sexes sont des canaux de Müller modifiés. Toutefois, l'embryologie peut seule résoudre cette question d'une manière catégorique.

Chez les Élasmobranches, les Amphibiens et les Amniotes, les produits génitaux mâles sont évacués par le canal de Wolff, dans lequel ils arrivent, *non* par les entonnoirs péritonéaux ouverts du mésonéphros, *mais* par un réseau de canalicules qui bourgeonnent soit d'un certain nombre de corpuscules de Malpighi situés en face de la glande

(1) Voyez la note 1 de la page 618.

testiculaire (Amphibiens, Amniotes), soit des pédoncules par lesquels ces corpuscules s'unissent aux entonnoirs ouverts (Élasmobranches). Après avoir traversé ce réseau, la liqueur séminale arrive (excepté chez certains Anoures), par un nombre variable de tubes segmentaires, directement dans le canal de Wolff. L'étendue des connexions entre le testicule et le corps de Wolff est soumise à de grandes variations; mais ordinairement ces connexions sont plus ou moins limitées à la partie antérieure du dernier organe. Dans beaucoup de cas, des rudiments du réseau testiculaire ont été acquis par hérédité par la femelle.

L'origine des connexions entre le testicule et le corps de Wolff est encore très obscure. On comprendrait facilement comment les produits du testicule, après être tombés dans la cavité générale, auraient pu être reçus par les extrémités ouvertes de quelques entonnoirs péritonéaux, et comment ces entonnoirs auraient pu être munis, le long du mésorchium, de prolongements en forme de sillons qui se seraient dans la suite transformés en canaux. L'ontogénie cependant n'est pas entièrement favorable à cette manière de voir sur l'origine du réseau testiculaire. C'est néanmoins, ce me semble, l'hypothèse la plus vraisemblable qui ait jusqu'ici été émise sur ce point.

Le mode d'évacuation du sperme par l'intermédiaire des canalicules du mésonéphros est tellement spécial, que l'hypothèse qu'il ait été acquis deux fois est très invraisemblable; il faut donc admettre que les Amphibiens et les Amniotes l'ont hérité des mêmes ancêtres que les Élasmobranches. Il est remarquable, par conséquent, que cette disposition ne se rencontre ni chez les Ganoïdes ni chez les Dipnoïques.

Ou bien : 1° la disposition du canal de Müller, tel qu'on le rencontre chez les Ganoïdes et les Dipnoïques et fonctionnant dans les deux sexes (1), est primitive, et celle que l'on observe chez les Élasmobranches, secondaire; ou bien 2° l'arrangement propre aux Ganoïdes est un état secondaire, qui a pris naissance à un stade de l'évolution des Vertébrés où quelques-uns des tubes segmentaires ont commencé à fonctionner comme canaux efférents des testicules, et qui est par conséquent le résultat d'une rétrogradation de ces derniers organes. Bien que la seconde hypothèse soit plus facile à concilier avec les affinités qui rapprochent les types ganoïde et élasmobranche, telles qu'elles nous sont révélées par d'autres particularités de leur organisation, je suis néanmoins porté à accepter la première, et je considère la division incomplète du canal segmentaire chez les Ganoïdes comme un puissant argument en sa faveur.

Métanéphros. — Avec l'emploi du canal de Wolff pour l'évacuation du sperme, semblent être en corrélation : 1° une tendance des tubes segmentaires postérieurs à constituer un conduit excréteur propre dans lequel le mélange des fluides séminal et urinaire ne puisse avoir lieu; 2° une tendance de la part des tubes segmentaires antérieurs à perdre leur fonction excrétrice. Les tubes segmentaires postérieurs qui se sont trouvés ainsi reliés à un canal plus ou moins spécialisé ont été considé-

(1) La note 1 de la page 648 enlève toute valeur à ces considérations (*Trad.*).

rés dans les pages précédentes comme constituant un métanéphros.

Cette différenciation est à peine marquée chez les Anoures; mais elle est très accusée chez les Urodèles et les Élasmobranches, et dans ce dernier groupe, elle s'est transmise par hérédité aux deux sexes. D'après la manière de voir à laquelle nous avons été conduits séparément, Semper et moi, elle atteint son plus haut degré chez les Amniotes, par suite : 1° de la formation, dans les deux sexes, d'un métanéphros complètement distinct, dérivé cependant, comme l'a montré Sedgwick, du même blastème que le corps de Wolff; 2° de l'atrophie, chez l'adulte, du corps de Wolff tout entier, à l'exception de la partie qui réunit le testicule au canal wolffien.

Selon moi, il n'y a qu'une homologie générale entre la partie postérieure ou métanéphridienne du corps de Wolff des Élasmobranches et des Urodèles, et le rein proprement dit des Amniotes, c'est-à-dire que dans les deux cas, une cause commune, savoir, le canal de Wolff fonctionnant comme canal déférent, a amené une différenciation plus ou moins semblable des parties.

A notre manière de voir, de Semper et de moi, Fürbringer a objecté que nulle preuve satisfaisante n'en avait encore été donnée. Mais depuis que Fürbringer a écrit son mémoire, cette preuve a été fournie par les observations de Sedgwick. Le développement du rein chez les Amniotes est sans aucun doute direct, par opposition à un développement phylogénétique, et la substitution d'un développement direct à un développement phylogénétique a été très probablement rendue possible par ce fait, que pendant tout le temps aucune influence ne s'est exercée sur la partie antérieure du mésonéphros, qui a continué à rester pendant la vie fœtale le principal organe d'excrétion.

L'objection la plus sérieuse que Fürbringer ait opposée à l'homologie dont il s'agit, est le fait que l'uretère du métanéphros se développe suivant un type qui lui est propre et qui diffère absolument du mode de développement des uretères du métanéphros chez les Ichthyopsidiens. Mais il est très possible, bien que ce soit loin d'être certain, que l'uretère des Amniotes soit une formation spéciale restreinte à ce groupe, et ce fait ne serait nullement en opposition avec l'homologie que j'ai essayé d'établir.

Comparaison des organes d'excrétion chez les Chordata et les Invertébrés.

Les particularités de structure et de développement des diverses formes d'organes d'excrétion décrites dans les pages précédentes ne me paraissent pas assez caractéristiques, pour qu'il devienne possible d'établir sur des bases suffisamment solides des homologies entre ces organes, excepté pour les groupes qui ont entre eux des affinités étroites.

Les organes d'excrétion des Platyhelminthes sont, à beaucoup d'égards, semblables aux organes excréteurs provisoires de la Trochosphère de *Polygordius* et des Gephyriens, d'un côté, et au pronéphros des Vertébrés, de l'autre; et peut-être pourrait-on regarder l'organe excréteur des Platyhelminthes *avec un orifice antérieur* comme l'origine de l'organe de la Trocho-

sphère, tandis qu'*avec un orifice postérieur* il constituerait le point de départ du pronéphros des Vertébrés (1).

Hatschek a comparé l'organe excréteur provisoire de la Trochosphère de *Polygordius* au pronéphros des Vertébrés, et les tubes segmentaires postérieurs des Chétopodes aux tubes du mésonéphros; la dernière de ces homologies avait d'ailleurs déjà été indiquée séparément par Semper et par moi. En ce qui concerne la comparaison du pronéphros avec l'organe excréteur provisoire de Polygordius, deux sérieuses difficultés se présentent:

1° Le canal du pronéphros (canal segmentaire) s'ouvre directement dans le cloaque, tandis que celui de l'organe excréteur provisoire de la Trochosphère s'ouvre en avant et directement à l'extérieur;

2° Le pronéphros est situé *dans* la région segmentée du tronc, et ses parties offrent une disposition métamérique plus ou moins évidente; au contraire, l'organe provisoire de la Trochosphère se trouve *en avant* de la région segmentée du tronc et ne présente aucune trace de segmentation.

Bien qu'une comparaison puisse, à la rigueur, être établie entre les tubes du mésonéphros et les organes excréteurs segmentaires des Chétopodes, elle ne peut cependant être admise avec confiance tant qu'on n'aura pas jeté quelque lumière sur la disparition des orifices externes supposés de ces tubes, et sur l'origine de leur connexion secondaire avec le canal segmentaire.

Si nous bornons notre attention aux Invertébrés, il me paraît assez évident que Hatschek a raison de considérer comme homologues les organes excréteurs provisoires de la Trochosphère de *Polygordius*, d'Echiure et des Mollusques (2). L'atrophie de tous ces organes larvaires a peut-être eu pour cause la présence, chez l'adulte, d'une région du tronc bien développée (qui manque chez la larve) dans laquelle se sont formés des organes d'excrétion, qui étaient probablement les homologues sérialaires de ceux que présente la partie antérieure de la larve. Les organes excréteurs du tronc étaient sans doute plus favorablement situés que ceux de la tête, ce qui détermina l'atrophie de ces derniers chez l'adulte, tandis que ceux du tronc se développèrent suffisamment pour remplir seuls les fonctions d'organes d'excrétion.

Invertébrés.

(512) H. Eisig. Die Segmentalorgane d. Capitelliden (*Mitth. a. d. zool. Stat. z. Neapel*, I. 1879).

(513) J. Fraipont. Recherches sur l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestoïdes (*Archives de biologie*, I. 1880).

(514) B. Hatschek. Studien üb. Entwick. d. Anneliden (*Arbeit. a. d. zool. Institut Wien*, I. 1878).

(515) B. Hatschek. Ueber Entwick. von Echiurus, etc. (*Arbeit. a. d. zool. instit. Wien*, III. 1880).

Organes d'excrétion des Vertébrés.

Généralités.

(516) F. M. Balfour. On the origin and history of the urinogenital organs of Vertebrates (*Journal of Anat. and Phys.*, X. 1876).

(1) On doit, je crois, cette suggestion à Fürbringer.

(2) Voyez p. 630 et 633, en note, l'opinion de M. J. Traipont sur ce point. (*Trad.*)

(517) Max. Fürbringer (1). Zur vergleichenden Anat. u. Entwick. d. Excretionsorgane d. Vertebraten (*Morphol. Jahrbuch*, IV. 1878).

(518) H. Meckel. *Zur Morphol. d. Harn- u. Geschlechtswerkz. d. Wirbelthiere*, etc. Halle, 1848.

(519) Joh. Müller. *Bildungsgeschichte d. Genitalien*, etc. Düsseldorf, 1830.

(520) H. Rathke. Beobachtungen u. Betrachtungen ü. d. Entwicklung d. Geschlechtswerkzeuge bei den Wirbelthieren (*N. Schriften d. naturf. Gesell. in Dantzig*, Bd I. 1825).

(521) C. Semper (1). Das Urogenitalsystem d. Plagiostomen u. seine Bedeutung f. d. übrigen Wirbelthiere. (*Arb. a. d. zool.-zoot. Instit.* Würzburg, II. 1875.)

(522) W. Waldeyer (1). *Eierstock u. Ei.* Leipzig, 1870.

Élasmobranches.

(523) A. Schultz. Zur Entwick. d. Selachiereies (*Archiv f. mikr. Anat.*, XI. 1875).
Voyez aussi Semper (No. 521) et Balfour (No 292).

Cyclostomes.

(524) J. Müller. Untersuchungen ü. d. Eingeweide d. Fische (*Abh. d. k. Ak. Wiss.* Berlin, 1845).

(525) W. Müller. Ueber d. Persistenz d. Urniere b. Myxine glutinosa (*Jenaische Zeitschrift*, VII 1873).

(526) W. Müller. Ueber d. Urogenitalsystem d. Amphioxus u. d. Cyclostomen (*Jenaische Zeitschrift*, IX. 1875).

(527) A. Schneider. *Beiträge z. vergleich. Anat. u. Entwick. d. Wirbelthiere.* Berlin, 1879.

(528) W. B. Scott. Beiträge z. Entwick. d. Petromyzonten (*Morphol. Jahrbuch*, VII. 1881.

Téléostéens.

(529) J. Hyrtl. Das uropoetische System d. Knochenfische (*Denkschr. d. k. k. Akad. Wiss. Wien*, II. 1860.

(530) A. Rosenberg. *Untersuchungen üb. die Entwicklung d. Teleostierniere.* Dorpat. 1867.

Voyez aussi Oellacher (No 7[illegible]).

Amphibiens.

(531) F. H. Bidder. *Vergleichend-anatomische u. histologische Untersuchungen ü. die männlichen Geschlechts- und Harnwerkzeuge d. nackten Amphibien.* Dorpat, 1846.

(532) C. L. Duvernoy. Fragments sur les Organes génito-urinaires des Reptiles, etc. (*Mém. Acad. Sciences.* Paris, XI. 1851, pp. 17-95).

(533) M. Fürbringer. *Zur Entwickelung d. Amphibienniere.* Heidelberg, 1877.

(534) F. Leydig. *Anatomie d. Amphibien u. Reptilien.* Berlin, 1853.

(535) F. Leydig. *Lehrbuch d. Histologie.* Hamm, 1857.

(536) F. Meyer. Anat. d. Urogenitalsystems d. Selachier u. Amphibien (*Sitz. d. naturfor. Gesellsch.* Leipzig, 1875).

(537) J. W. Spengel. Das Urogenitalsystem d. Amphibien (*Arb. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, III. 1876).

(538) Von Wittich. Harn- u. Geschlechtswerkzeuge d. Amphibien (*Zeit. f. wiss. Zool.*, IV.

Voyez aussi Götte (No 296).

Amniotes.

(539) F. M. Balfour and A. Sedgwick. On the existence of a head-kidney in the embryo Chick, etc. (*Quart J. of micr. Science*, XIX. 1878).

1 Les mémoires de Fürbringer, Semper et Waldeyer contiennent des indications bibliographiques complètes sur les organes d'excrétion des Vertébrés.

(540) Banks. *On the Wolffian bodies of the fœtus and their remains in the adult.* Edinburgh, 1864.

(541) Th. Bornhaupt. *Untersuchungen üb. die Entwickelung d. Urogenitalsystems beim Hühnchen.* Inaug. Diss. Riga, 1867.

(542) Max Braun. Das Urogenitalsystem d. einheimischen Reptilien (*Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, IV. 1877.

(543) J. Dansky u. J. Kostenitsch. Ueb. d. Entwick. d. Keimblätter u. d. Wolff'schen Ganges im Hühnerei (*Mém. Acad. Imp. Pétersbourg*, 7e série, XXVII, 1880).

(544) Th. Egli. *Beiträge zur Anat. und Entwick. d. Geschlechtsorgane.* Inaug. Diss. Zürich, 1876.

(545) E. Gasser. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte d. Allantois, der Müller'schen Gänge u. des Afters.* Frankfurt, 1874.

(546) E. Gasser. Beob. üb. d. Entstehung d. Wolff'schen Ganges bei Embryonen von Hühnern u. Gänsen (*Arch. für mikr. Anat.*, XIV. 1877).

(547) E. Gasser. Beiträge z. Entwickelung d. Urogenitalsystems d. Hühnerembryonen (*Sitz. d. Gesell. zur Beförderung d. gesam. Naturwiss.* Marburg, 1879).

(548) C. Kupffer. Untersuchung über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtssystems (*Archiv für mikr. Anat.*, II. 1866).

(549) A. Sedgwick. Development of the kidney in its relation to the Wolffian body in the Chick (*Quart. J. of micros. Science*, XX. 1880).

(550) A. Sedgwick. On the development of the structure known as the glomerulus of the head-kidney in the Chick (*Quart. J. of micros. Science*, XX. 1880).

(551) A. Sedgwick. Early development of the Wolffian duct and anterior Wolffian tubules in the Chick; with some remarks on the vertebrate excretory system (*Quart. J. of micros. Science*, XXI. 1881).

(552) M. Watson. The homology of the sexual organs, illustrated by comparative anatomy and pathology (*Journal of Anat. and Phys.*, XIV. 1879).

(553) E. H. Weber. *Zusätze z. Lehre von Baue u. d. Verrichtungen d. Geschlechtsorgane.* Leipzig, 1846.

Voyez aussi Remak (No 302), Foster et Balfour (No 295), His (No 297), Kölliker (No 298).

BIBLIOTHÈQUE NATIONALE R.F. IMPRIMÉS

CHAPITRE XXIV.

ORGANES SEXUELS ET CONDUITS GÉNITAUX.

Organes sexuels.

La structure et la formation de l'œuf et des spermatozoïdes ont été décrites dans le premier chapitre de cet ouvrage ; mais la manière dont ils dérivent des feuillets germinatifs n'a pas été abordée. C'est de ce sujet que nous allons nous occuper ici. S'il existe des formations dont l'identité soit hors de doute dans tout le groupe des Métazoaires, ce sont à coup sûr l'œuf et le spermatozoïde ; et la constance de leurs rapports avec les feuillets germinatifs semblerait un critérium absolu pour décider si les feuillets ont l'importance morphologique qu'on leur attribue ordinairement.

L'état très incomplet de nos connaissances sur l'origine des cellules sexuelles a cependant empêché jusqu'ici l'application très générale de ce critérium.

Porifères. — Les recherches de Schulze ont clairement démontré que chez les Porifères, les œufs aussi bien que les spermatozoïdes tirent leur origine de cellules indifférentes du parenchyme général, que l'on peut appeler mésoblastique. Les cellules germinatives primitives des deux sexes ne peuvent être distinguées les unes des autres ; mais en grossissant et en devenant sphérique, une cellule germinative produit un œuf, tandis qu'en se subdivisant, elle forme une morule spermatique, dont les cellules constituantes donnent directement naissance aux spermatozoïdes.

Cœlentérés. — Il règne la plus grande confusion relativement au feuillet germinatif dont dérivent les produits mâle et femelle chez les Cœlentérés (1).

Les modes apparents d'origine de ces produits, qui ont été observés, sont les suivants :

1° Les produits génitaux des deux sexes naissent dans l'ectoderme

(1) E. van Beneden (n° 556) a été le premier à découvrir une différence d'origine dans les produits génitaux des deux sexes chez les Hydractinies, et ses observations ont provoqué sur ce sujet de nombreuses recherches ultérieures. Pour un résumé des observations sur les Hydroïdes, voyez Weismann (n° 560).

(épiblaste) : *Hydra*, *Cordylophora*, *Tubularia*, tous (?) les Gonophores libres d'Hydroméduses, les Siphonophores et probablement les Cténophores.

2° Les produits génitaux des deux sexes naissent dans l'endoderme (hypoblaste) : *Plumularia* et *Sertularella* parmi les hydroïdes, et tous les Acraspèdes et Actinozoaires.

3° Les cellules mâles se forment dans l'ectoderme, et les cellules femelles dans l'endoderme : *Gonothyræa*, *Campanularia*, *Hydractinia*, *Clava*.

Eu égard aux résultats quelque peu surprenants auxquels ont conduit les recherches sur l'origine des produits génitaux chez les Cœlentérés, il semble nécessaire, ou d'admettre qu'il n'y a aucune homologie définie entre les feuillets germinatifs des différentes formes de Cœlentérés, ou de donner de l'origine des produits génitaux quelque interprétation plausible en dehors de la première alternative.

Il serait difficile jusqu'à présent de dire qu'une semblable interprétation ait été présentée ; mais quelques observations de Kleinenberg (n° 557) montrent incontestablement qu'elle est possible.

Cet auteur a fait voir que chez les *Eudendrium* les œufs passent librement de l'ectoderme dans l'endoderme et *vice versa;* mais il a donné de puissantes raisons pour penser qu'ils *prennent naissance* dans l'ectoderme. De plus, il a montré que dans ce type la migration n'est nullement un phénomène isolé.

Puisqu'il n'est ordinairement possible de reconnaître les éléments sexuels que lorsque le développement en est très avancé, la simple situation d'une cellule sexuelle ne peut fournir au moment de sa première observation, d'après ce qu'a montré Kleinenberg, aucune preuve absolue de son origine. Il est donc fort possible qu'il n'y ait réellement chez les Cœlentérés qu'un seul type d'origine des cellules sexuelles.

Kleinenberg a produit des arguments pour penser que la migration des œufs dans l'endoderme a lieu dans un but de nutrition. S'il en est ainsi, et il y a des faits nombreux qui montrent que la position des cellules sexuelles est fréquemment influencée dans une large mesure par les exigences de leur nutrition, il ne paraît pas impossible que la situation endodermique des organes génitaux chez les Actinozoaires et les Méduses acraspèdes, soit due à une migration de plus en plus précoce des cellules sexuelles de l'ectoderme dans l'endoderme, et que la migration puisse actuellement survenir à une période si précoce du développement, que nous aurions raison de considérer les produits sexuels comme étant positivement d'origine endodermique.

D'après cette manière de voir, peut-être pourrions-nous formuler de la façon suivante l'origine des produits génitaux chez les Cœlentérés :

Les œufs ainsi que les spermatozoïdes naissaient primitivement dans l'ec-

toderme ; mais afin d'en assurer une nutrition plus complète, les cellules qui leur donnent naissance montrent, dans certains groupes, une tendance à émigrer dans l'endoderme. Cette migration, qui peut intéresser les cellules sexuelles d'un seul ou des deux sexes, survient, dans quelques cas, lorsque ces cellules peuvent être reconnues comme telles, et très probablement dans d'autres, à une période si précoce qu'il est impossible de distinguer les cellules génitales des cellules embryonnaires indifférentes.

On sait très peu de chose sur l'origine des cellules sexuelles chez les Invertébrés triploblastiques.

Chétopodes et Géphyriens. — Chez les Chétopodes et les Géphyriens, les cellules germinatives naissent toujours, chez l'adulte, du revêtement épithélial de la cavité générale, de sorte qu'il paraît assez bien établi qu'elles tirent leur origine du mésoblaste.

Si nous avons raison de considérer la cavité générale de ces formes comme un dérivé de l'archentéron primitif (Voyez p. 330 et 331), nous pouvons à juste titre regarder les cellules sexuelles comme tirant leur origine d'une couche qui correspond à l'endoderme des Cœlentérés (1).

Chætognathes. — Décrite d'abord par Kowalevsky et Bütschli, l'his-

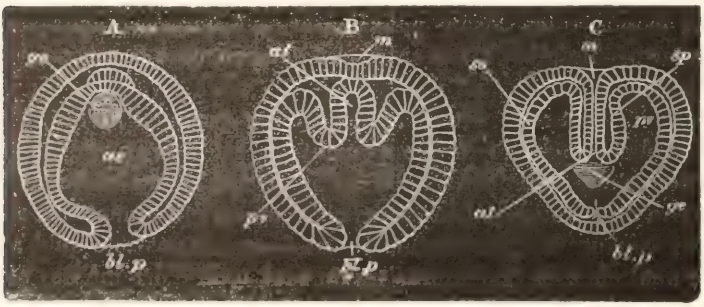


Fig. 423. — Trois stades du développement de la *Sagitta* (A et C d'après Bütschli, B d'après Kowalevsky). Les trois embryons sont représentés dans la même position (*).

toire des cellules sexuelles chez la *Sagitta* a été récemment traitée avec de grands détails par O. Hertwig (2).

(1) Dans l'opinion des frères Hertwig (n° 271), les cellules sexuelles naissent du revêtement de la cavité générale dans toutes les formes chez lesquelles cette cavité est un produit de l'archentéron. Nous ne connaissons rien du développement des organes génitaux chez les Échinodermes ; mais la situation, dans ce groupe, des organes de la génération à l'état adulte, est très défavorable à la manière de voir des Hertwig.

(2) O. Hertwig, *Die Chætognathen*. Iena, 1880.

(*) A, stade de gastrula. — B, stade suivant ; l'archentéron primitif commence à se diviser en trois parties. — C, stade plus avancé ; l'invagination buccale *m* est en continuité avec la cavité di- [illegible] et le blastopore s'est fermé. — *m*, bouche. — *al*, tube digestif. — *ae*, archentéron. — *bl.p*, blastopore. — *p*, cavité péritonéale. — *sp*, mésoblaste splanchnique. — *so*, mésoblaste somatique. — *ge*, organes génitaux.

Les cellules sexuelles font leur apparition pendant le stade gastrula sous la forme de deux grosses cellules pourvues de noyaux évidents et qui sont situées dans l'hypoblaste tapissant l'archentéron, au pôle opposé au blastopore. Bientôt ces cellules se divisent, en même temps qu'elles quittent l'hypoblaste pour pénétrer dans la cavité archentérique (fig. 423, A, *ge*). La division en quatre cellules, qui n'est pas représentée d'une manière satisfaisante dans mon diagramme, s'exécute de telle manière que deux cellules sont situées plus près de la ligne médiane et deux en dehors des premières. Les deux cellules internes deviennent les testicules et les externes les ovaires, *une moitié de chacune des cellules primitives formant ainsi un ovaire, et l'autre un testicule.*

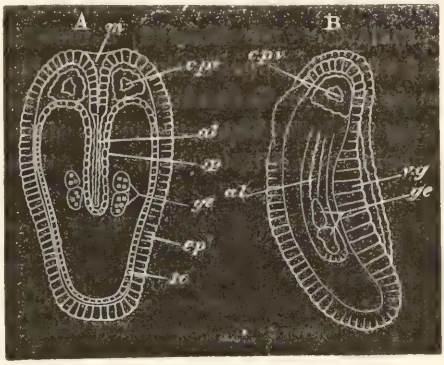


Fig. 424. — Deux vues d'un embryon avancé de *Sagitta* (d'après Bütschli) (*).

Lorsque la cavité archentérique se divise en un tube digestif médian et deux parties latérales qui forment la cavité générale, les organes génitaux sont situés dans le vestibule commun, dans lequel s'ouvrent d'abord la cavité générale ainsi que la cavité digestive (fig. 423).

Les organes génitaux conservent pendant longtemps le caractère de simples cellules. Dans la suite (fig. 424), les deux ovaires se portent en avant et s'appliquent sur les parois du corps, tandis que les deux testicules se trouvent également séparés par un prolongement postérieur de la cavité digestive médiane.

Après la formation de la cloison transversale établissant une séparation entre la queue et le corps, les cellules ovariennes sont immédiatement situées en avant de ce septum, et les cellules testiculaires dans la région qui le suit.

Bryozoaires. — Chez les Pédicellaires, parmi les Bryozoaires entoproctes, Hatschek a trouvé que les organes génitaux tirent leur origine d'une paire de cellules mésoblastiques particulièrement grosses, situées dans l'intervalle compris entre l'estomac et le plancher du vestibule. Ces deux cellules éprouvent des modifications qui ressemblent d'une manière évidente à celles des cellules sexuelles des Chætognathes. Elles s'entourent d'un revêtement de cellules mésoblastiques,

(*) A, vue par la face dorsale. — B, vue de profil. — *m*, bouche. — *al*, tube digestif. — *vg*, ganglion ventral (épaississement de l'épiblaste). — *ep*, épiblaste. — *c.pv*, portion céphalique de la cavité générale. — *so*, somatopleure. — *sp*, splanchnopleure. — *ge*, organes génitaux.

et se divisent de manière à former deux masses qui se séparent chacune, à une période plus avancée, en une partie antérieure et une partie postérieure. La première devient l'ovaire, la seconde le testicule.

Nématodes. — Les organes génitaux proviennent, chez les Nématodes, de la division d'une cellule unique, qui paraît être mésoblastique (1).

Insectes. — Les cellules sexuelles ont été observées chez diverses formes d'Insectes, à un stade embryonnaire très précoce (vol. I, p. 389); mais les observations qui s'y rapportent et qui ont été jusqu'ici enregistrées, ne nous permettent pas de déterminer avec certitude celui des feuillets germinatifs dont elles dérivent.

Crustacés. — Grobben (2) a montré que chez la *Moina*, parmi les Cladocères, les organes de la génération dérivent d'une cellule unique qui se différencie pendant la segmentation. Cette cellule, qui est en contiguité immédiate avec celles dont proviennent à la fois le mésoblaste et l'hypoblaste, se divise ultérieurement; mais au stade gastrula et après la formation du mésoblaste, les cellules auxquelles elle donne naissance *sont incluses dans l'épiblaste*, et elles n'émigrent en dedans qu'à un stade plus avancé. Les produits de la division de la cellule sexuelle se séparent dans la suite en deux masses. Il est impossible de rapporter la cellule sexuelle de *Moina* à un feuillet germinatif défini. Cependant Grobben pense qu'elle provient de la division d'une cellule dont le reste donne naissance à l'hypoblaste.

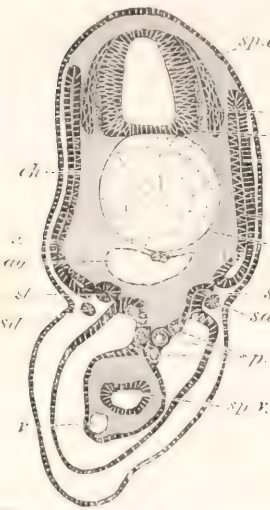


Fig. 425. — Coupe transversale du tronc d'un embryon de *Scyllium* un peu plus jeune que celui représente dans la figure 34 F (*).

Chordata. — Chez les Vertébrés, les cellules sexuelles primitives (désignées fréquemment sous le nom d'œufs primitifs) se distinguent de bonne heure au milieu des cellules de deux bandes linéaires d'épithélium péritonéal, situées sur la paroi dorsale de la cavité générale, une de chaque côté du mésentère (fig. 420 C et 425, *po*). Elles semblent dériver des cellules épithéliales dans lesquelles elles sont plongées, et sont caractérisées par

(1) Voyez vol. I, p. 349, ainsi que Gotte, *Zool. Anzeiger*, n° 80, p. 189.

(2) C. Grobben, *Die Entwick. d. Moina rectirostris* (*Arbeit. a. d. zool. Instit. Wien*, vol. II, 1879).

* *sp.c*, canal médullaire. — *W*, substance blanche de l'axe nerveux. — *pr*, racines nerveuses postérieures. — *ch*, notochorde. — *ch*, tige subnotochordale. — *ao*, aorte. — *mp*, plaque musculaire. — *mp*, [illegible] de la plaque musculaire, déjà convertie en muscles. — *Ir*, rudiment de corps vertébral. — *st*, tube segmentaire. — *p.v.*, valvule spirale. — *v*, veine sous intestinale. — *sd*, canal segmentaire. — *p.o*, cellules germinatives primitives.

la présence, dans leur intérieur, d'un gros noyau granuleux, entouré d'une masse considérable de protoplasme. L'épithéliumpéritonéal dans lequel elles sont situées est connu sous le nom d'*épithélium germinatif*.

Tout d'abord, il est impossible de distinguer les cellules germinatives qui deviendront des œufs, de celles qui donneront naissance à des spermatozoïdes.

Toutefois, les premières restent dans l'épithélium péritonéal (fig. 426) et se transforment en œufs suivant un mode qui est plus particulièrement décrit dans le premier volume (pp. 47-53).

L'histoire des cellules germinatives primitives n'a pas été décrite d'une manière aussi satisfaisante chez le mâle que chez la femelle.

La plus complète qui en ait été donnée est celle de Semper (n° 559) pour les Élasmobranches, histoire dont je puis confirmer pleinement

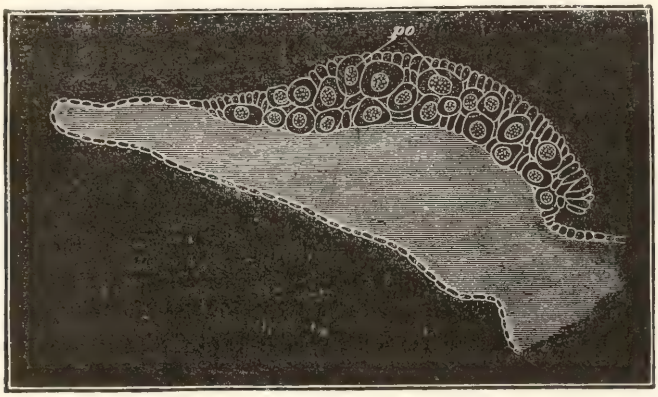


Fig. 426. — Coupe transversale de l'ovaire d'un jeune embryon de *Scyllium canicula* montrant les cellules germinatives primitives (*po*) situées dans l'épithélium germinatif sur le côté externe du bourrelet ovarien.

l'exactitude générale, bien que sur certains stades de nouvelles recherches soient encore nécessaires (1).

Chez les Élasmobranches, les cellules germinatives mâles, au lieu de rester dans l'épithélium germinatif, émigrent dans le stroma adjacent, accompagnées, je crois, de quelques cellules épithéliales indifférentes. Là, elles se multiplient et donnent naissance à des masses de forme variable, composées en partie de cellules germinatives proprement dites et en partie de cellules plus petites dont les noyaux se colorent fortement, et qui dérivent, à ce que je crois, de l'épithélium germinatif.

Ces masses se divisent ensuite en ampoules, qui sont principale-

(1) Récemment, Balbiani (n° 154) a également traité ce sujet; mais je ne puis mettre mes propres observations d'accord avec les siennes, quant à la structure du testicule des Élasmobranches.

ment formées de cellules germinatives et dont chacune est pourvue d'une lumière centrale. Ces ampoules se fixent à des tubes qui dérivent des cellules plus petites et qui, de leur côté, sont en continuité avec le réseau testiculaire. Les spermatozoïdes proviennent des cellules formant les parois des ampoules primitives; mais nous n'avons pas à nous occuper dans ce chapitre du processus de leur formation.

Chez les Reptiles, Braun a suivi l'entrée des cellules germinatives primitives dans les tubes testiculaires, et je suis à même de confirmer ses observations sur ce point; toutefois, il n'a pas observé leur destinée ultérieure.

On n'a pas fourni, chez les Mammifères, la preuve absolue que les spermatozoïdes tirent leur origine de l'épithélium germinatif, mais on ne peut guère douter qu'il n'en soit ainsi (1).

Langerhans a montré que, chez l'*Amphioxus*, les œufs et les spermatozoïdes dérivent de cellules germinatives semblables, que l'on peut comparer à l'épithélium germinatif des Vertébrés. Cependant, ces cellules sont disposées en masses distinctes offrant un arrangement segmentaire (Voyez vol. I, p. 48).

(554) G. Balbiani. *Leçons sur la génération des Vertébrés*. Paris, 1879.

(555) F. M. Balfour. On the structure and development of the Vertebrate ovary (*Quart. J. of Micr. Science*, XVIII).

(556) E. van Beneden. De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire, etc. (*Bull. Ac. roy. belgique*, XXXVII. 1874).

(557) N. Kleinenberg. Ueb. d. Entstehung d. Eier b. Eudendrium (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXXV. 1881).

(558) H. Ludwig. Ueb. d. Eibildung im Thierreiche (*Arbeit. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, I. 1874).

(559) C. Semper. Das Urogenitalsystem d. Plagiostomen, etc. (*Arbeit. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, II. 1875).

(560) A. Weissmann. Zur Frage nach dem Ursprung d. Geschlechtszellen bei den Hydroiden (*Zool. Anzeiger*, No. 55. 1880).

Voyez aussi O. et R. Hertwig (No 271), Kölliker (No 298), etc.

Conduits génitaux.

Le développement et l'évolution des conduits génitaux sont jusqu'ici très incomplètement connus; mais même avec les seules ressources de nos connaissances actuelles, une revue comparative de ce sujet met en lumière des particularités d'un haut intérêt et ouvre un champ fertile à de nouvelles recherches.

Les Cœlentérés sont dépourvus de conduits génitaux.

Chez les Hydroméduses et les Siphonophores, les produits sexuels deviennent libres en tombant directement dans le milieu ambiant, tandis que chez les Acraspèdes, les Actinozoaires et les Cténophores,

1 Balbiani a adopté sur l'origine des cellules spermatiques une manière de voir entièrement différente, pour laquelle le lecteur est renvoyé à son mémoire (n° 554).

ils sont versés dans des parties du système gastro-vasculaire et arrivent à l'extérieur par la bouche.

Cette disposition dans les dernières formes nous indique l'origine des procédés d'évacuation des produits génitaux au dehors, chez beaucoup de types supérieurs.

Nous avons déjà fait remarquer que, dans un très grand nombre de formes, la cavité générale est probablement dérivée d'une partie d'un système gastro-vasculaire semblable à celui des Actinozoaires.

Lorsque la partie du système gastro-vasculaire dans laquelle les produits génitaux étaient versés s'est séparée de l'extérieur, au moment où elle donnait naissance à la cavité générale, un mode d'évacuation des produits génitaux au dehors a dû nécessairement se constituer.

Dans quelques cas, de simples pores (qui existaient probablement déjà au moment de la formation d'une cavité générale fermée) servent de conduits génitaux. Tel a été probablement le cas pour les Chætognathes (*Sagitta*) et les Chordata primitifs.

Chez les dernières formes, les produits de la génération tombent parfois dans la cavité péritonéale, d'où ils sont conduits à l'extérieur par les pores abdominaux (Cyclostomes et quelques Téléostéens, voyez p. 575). Chez l'*Amphioxus*, ils sont versés dans la cavité atriale et de là ils passent à l'extérieur par les fentes branchiales et par la bouche, ou par le pore abdominal (?). La disposition observée chez l'*Amphioxus* et les Téléostéens est probablement secondaire, comme peut-être aussi celle des Cyclostomes ; de sorte qu'il y a encore incertitude sur le mode primitif d'évacuation des produits génitaux chez les Chordata. Il n'y a aucune probabilité que les conduits génitaux des Tuniciers soient des formations primitives.

Un mode d'évacuation mieux disposé et plus répandu des produits génitaux, après qu'ils sont versés dans la cavité générale, est fondé sur l'emploi des organes excréteurs. Les produits sexuels passent de la cavité générale dans les entonnoirs péritonéaux ouverts de ces organes, et de là au dehors par leurs conduits. Ce mode d'évacuation des produits génitaux est caractéristique des Chétopodes, des Géphyriens, des Brachiopodes et des Vertébrés, et probablement aussi des Mollusques. De plus, il est très possible qu'il existe également chez les Bryozaires, quelques Arthropodes, les Platyhelminthes et quelques autres types.

Les organes excréteurs segmentaires simples des Polychètes, des Géphyriens et des Brachiopodes, servent de conduits génitaux, et dans beaucoup de cas ils n'éprouvent aucune modification, ou seulement une très légère en rapport avec leur fonction génitale secondaire, tandis que dans d'autres, par exemple chez la Bonellie, cette modification est très considérable.

Les conduits génitaux des Oligochètes dérivent probablement des organes d'excrétion. Chez les Terricoles, outre les conduits génitaux, il existe, dans les segments génitaux, des organes excréteurs ordinaires, tandis que chez les

Limicoles à l'état adulte, on ne rencontre que des conduits génitaux ; mais avant que ces derniers se soient développés, on trouve des organes excréteurs disposés sur le type habituel et qui s'atrophient après l'apparition des conduits génitaux (Vedjovsky).

Par analogie avec la division du canal segmentaire des Vertébrés en canaux de Muller et de Wolff, comme résultat de l'association d'une fonction génitale et d'une fonction excrétrice (Voyez p. 670), il paraît probable que, dans les segments génitaux des Oligochètes, les organes d'excrétion ont d'abord rempli à la fois une fonction excrétrice et une fonction génitale, et que par un effet secondaire de cette double fonction, chacun d'eux s'est scindé en deux parties, une génitale et une excrétrice. La partie génitale a éprouvé dans toutes les formes de grandes modifications. Les parties excrétrices restent sans changements chez les Terricoles, mais s'atrophient complètement après le développement des conduits génitaux chez les Limicoles. On peut sans doute donner de la disposition particulière des conduits génitaux du *Saccocirrus*, parmi les Polychètes (Voyez Marion et Bobretzky), une interprétation analogue à celle qui vient d'être présentée pour les Oligochètes.

Les modifications très intéressantes introduites dans les organes excréteurs des Vertébrés, par le fait qu'ils servent de conduits génitaux, ont été complètement décrites dans le dernier chapitre, et en rapport avec cette partie de notre sujet, nous n'avons à signaler ici que le cas du *Lepidosteus* et celui des Téléostéens.

Chez le *Lepidosteus*, le canal de Müller semble s'être fixé aux organes génitaux, de sorte qu'au lieu de tomber directement dans la cavité générale pour de là pénétrer dans l'extrémité ouverte d'un entonnoir péritonéal des organes d'excrétion, les produits sexuels s'engagent immédiatement dans le canal de Müller sans passer par la cavité générale. Cette modification est encore plus complète chez la plupart des Téléostéens, en ce que les conduits génitaux de l'adulte n'ont aucune connexion appréciable avec les organes excréteurs.

Chez tous les Vertébrés supérieurs, l'évacuation des produits mâles au dehors, sans passer par la cavité générale, est semblable, en principe, à la disposition observée chez le *Lepidosteus*.

D'après les exemples cités plus haut, dans lesquels les entonnoirs péritonéaux d'un organe excréteur deviennent continus avec les glandes génitales, il est très probable que des cas semblables peuvent se présenter chez les Invertébrés.

Ainsi que Gegenbaur l'a déjà signalé, il existe dans la structure des conduits génitaux des Mollusques les plus primitifs, beaucoup de particularités qui indiquent qu'ils dérivent des organes excréteurs. Chez plusieurs Lamellibranches (1) (*Spondylus*, *Lima*, *Pecten*), les conduits génitaux s'ouvrent dans les organes d'excrétion (organe de Bojanus), de sorte que les produits sexuels doivent traverser l'organe d'excrétion

(1) Pour un résumé des faits concernant ce sujet, voyez Bronn, *Klassen u. Ordnungen d. Thierreichs*, vol. III, p. 404.

dans leur passage à l'extérieur. Chez d'autres Lamellibranches, les organes génitaux et excréteurs s'ouvrent sur une papille commune, et dans le reste des types, les orifices sont situés l'un à côté de l'autre.

Chez les Céphalopodes, les relations particulières des organes génitaux avec leurs conduits excréteurs montrent également que les derniers remplissaient à l'origine une fonction différente, probablement excrétrice. Les glandes ne sont pas en continuité avec leurs conduits, mais elles sont situées dans des capsules spéciales, d'où partent ces derniers. Les produits génitaux tombent dans ces capsules et passent de là dans les conduits.

Chez les Gastéropodes, la glande génitale est en continuité directe avec son conduit excréteur, et celui-ci prend, particulièrement chez les Pulmonés et les Opisthobranches, une forme si compliquée, qu'on soupçonnerait difficilement qu'il tire son origine de l'organe d'excrétion. Toutefois, le fait que son orifice est situé à côté de celui de l'organe excréteur indique qu'il est l'homologue des conduits génitaux des types plus primitifs.

Chez les Discophores, où les conduits génitaux sont en continuité avec les glandes génitales, la structure de ces glandes aussi bien que celle de leurs conduits montre que ceux-ci ont tiré leur origine des organes d'excrétion.

Ainsi que nous l'avons déjà dit, il est très possible qu'il y ait d'autres types chez lesquels les conduits génitaux dérivent des organes d'excrétion. Chez les Arthropodes, par exemple, les conduits génitaux, là où ils sont pourvus d'orifices situés en avant, comme chez les Crustacés, les Arachnides et les Myriapodes chilognathes, les Pœcilopodes, etc., pourraient bien aussi être de cette nature; mais les faits qui permettraient de se prononcer sur ce point sont si insuffisants, que nous devons actuellement nous borner à de simples conjectures.

L'ontogénie des conduits génitaux des Nématodes et des Insectes semble indiquer qu'ils ont pris naissance, dans ces groupes, indépendamment des organes excréteurs.

Chez les Nématodes, les organes génitaux des deux sexes naissent d'une cellule unique (Schneider, vol. I, n° 390).

Cette cellule s'allonge et ses noyaux se multiplient. Après avoir pris une forme un peu columnaire, elle se divise en : 1° une couche enveloppante superficielle, et 2° une portion axiale.

Chez la femelle, la couche superficielle n'est développée d'une manière distincte que dans la partie moyenne de la colonne. Dans le cours du développement ultérieur, les deux extrémités de cette colonne deviennent les deux extrémités aveugles de l'ovaire, et le tissu axial qu'elles renferment forme le tissu germinatif de protoplasme nucléé. De la couche superficielle dérive l'épithélium de l'utérus et de l'oviducte. Le tissu germinatif, qui forme originellement un tout con-

tinu, s'interrompt dans la partie moyenne (où la couche superficielle donne naissance à l'utérus et à l'oviducte) et se trouve limité aux deux extrémités aveugles du tube.

Chez le mâle, la couche superficielle, qui donne naissance à l'épithélium du canal déférent, ne se forme qu'à l'extrémité postérieure de la colonne primitive. Sous les autres rapports, le développement s'effectue comme chez la femelle.

Chez les Insectes également, les faits, bien qu'un peu contradictoires, montrent que les conduits génitaux naissent presque exactement comme chez les Nématodes, de la même masse primitive que les organes sexuels. Il paraît probable que dans ces deux types, les organes sexuels étaient primitivement situés dans la cavité générale et fixés à l'épiderme, par un pore duquel sortaient leurs produits, et qu'en prenant une forme tubuleuse, la partie périphérique de la glande donna naissance à un conduit, tandis que le reste constituait la glande génitale proprement dite. Il est fort possible que les conduits génitaux de formes telles que les Platyhelminthes aient la même origine que chez les Insectes et les Nématodes; mais d'après leur analogie avec ceux des Mollusques, il y a presque autant de raisons pour les considérer comme des organes excréteurs modifiés.

On ne sait malheureusement rien sur l'ontogénie des organes et des conduits génitaux chez les Échinodermes. La structure de ces organes chez l'adulte semblerait cependant indiquer que le type le plus primitif d'organe génital d'Échinoderme consiste en un sac aveugle, qui fait saillie dans la cavité générale et s'ouvre par un pore à l'extérieur. Ce sac est tapissé par un épithélium en continuité avec l'épiderme, et dont les cellules donnent naissance aux œufs ou aux spermatozoïdes. Il est manifeste que le conduit excréteur de ces organes se différencie à peine de la glande, et on pourrait facilement faire dériver toute cette formation du type d'organe génital caractéristique des Hydroméduses, où les cellules germinatives naissent d'aires spéciales de l'ectoderme, et, arrivées à maturité, tombent directement dans le milieu ambiant.

Si cette vue est exacte, nous pouvons alors admettre que les conduits génitaux des Échinodermes ont une origine différente de ceux de la plupart des autres triploblastiques (1).

Leurs conduits génitaux se sont développés chez des formes dans lesquelles les produits sexuels continuaient à être versés directement à l'extérieur comme chez les Hydroméduses, tandis que ceux des autres types se sont développés chez des formes dans lesquelles les produits sexuels arrivaient d'abord, comme chez les Actinozoaires, dans les canaux gastro-vasculaires (2).

(1) Il y aurait intérêt à avoir de nouvelles données sur le *Balanoglossus*.

(2) Ces vues s'accordent parfaitement avec celles qui ont déjà été émises dans le chapitre XIII sur les affinités des Échinodermes.

CHAPITRE XXV

TUBE DIGESTIF ET SES ANNEXES CHEZ LES CHORDATA

Chez les Chordata, le tube digestif est toujours composé de trois parties, qui sont analogues à celles que l'on rencontre si généralement chez les Invertébrés. Ce sont : 1° le mésentéron, tapissé par l'hypoblaste ; 2° le stomodæum ou bouche, tapissé par l'épiblaste, et 3° le proctodæum ou portion anale, tapissé par l'épiblaste comme le stomodæum.

Mésentéron.

Le premier développement de la paroi épithéliale du mésentéron a déjà été décrit (chapitre XI). Il forme d'abord un simple tube hypoblastique qui s'étend presque de l'extrémité antérieure du corps, où il se termine en cul-de-sac, jusqu'à l'extrémité postérieure, où il s'unit au tube neural par le canal neurentérique (fig. 435, *ne*). Souvent il reste pendant longtemps largement ouvert dans sa partie moyenne, du côté du sac vitellin.

On a déjà vu que la notochorde se sépare de la paroi dorsale du mésentéron, presque en même temps que les plaques latérales du mésoblaste (pp. 274-281).

Tige subnotochordale. — Un peu après la formation de la notochorde et avant qu'aucune différenciation importante soit devenue visible dans le mésentéron, un corps remarquable en forme de tige, qui a d'abord été découvert par Götte, se sépare de la paroi dorsale du tube digestif chez tous les Ichthyopsidiens. Ce corps, dont l'existence est purement transitoire, est désigné sous le nom de tige subnotochordale.

Cette tige se développe, chez les embryons d'Élasmobranches, en deux segments, dont l'un est situé dans la tête, l'autre dans le tronc.

Celui-ci apparaît le premier. La paroi du tube digestif s'épaissit le long de la ligne médiane dorsale (fig. 427, *x*), ou s'élève sous la forme d'un bourrelet dans lequel pénètre un étroit prolongement de la cavité de ce tube. Dans chaque cas, les cellules de son bord le plus supérieur se séparent peu à peu en formant une tige située immédiatement au-dessus du tube digestif et au-dessous de la notochorde (fig. 428, *x*).

Dans la partie la plus postérieure du corps, son mode de formation diffère un peu de celui qui vient d'être décrit. Dans cette région, la paroi intestinale est très épaisse et n'éprouve aucun accroissement particulier avant la formation de la tige subnotochordale ; au contraire, une petite portion linéaire de la paroi se découpe le long de la ligne médiane dorsale, et se sépare ensuite du reste en formant la tige en question. Dans le tronc, la séparation de cette tige s'opère d'avant en arrière, de sorte que sa partie antérieure se constitue avant la postérieure.

Le segment céphalique de la tige subnotochordale semble se développer de

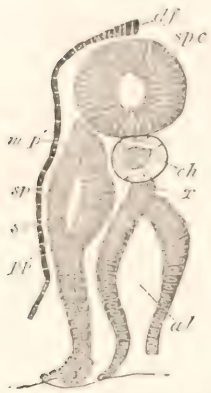


Fig. 427. — Coupe transversale de la région caudale d'un embryon de *Pristiurus* du même âge que celui représenté dans la figure 34 E (*).

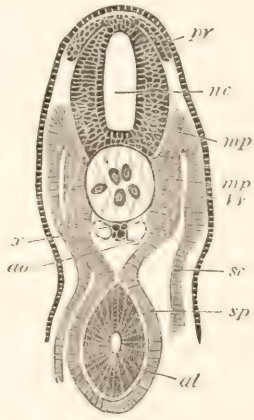


Fig. 428. — Coupe transversale du tronc d'un embryon un peu plus âgé que celui représenté dans la figure 34 E (**).

la même manière que celui du tronc, et sa séparation d'avec le pharynx marche d'avant en arrière.

Lors de la formation de l'aorte dorsale, la tige subnotochordale se sépare de la paroi de l'intestin, et l'aorte se place entre les deux (fig. 382, *x*).

Lorsque la tige subnotochordale a atteint son développement complet, elle se termine du côté antérieur à quelque distance en avant de la vésicule auditive, mais un peu en arrière de l'extrémité correspondante de la notochorde ; du côté postérieur, elle s'étend à peu près jusqu'à l'extrémité de la queue *et offre presque la même extension que la portion postanale du tube digestif*, bien qu'elle ne se prolonge pas en arrière tout à fait aussi loin que la vésicule caudale (fig. 439, *bx*). Très peu de temps après avoir atteint ses plus grandes dimensions, elle commence à s'atrophier en avant. Nous pouvons donc

(*) *df*, nageoire dorsale. — *sp.c*, cordon médullaire. — *pp*, cavité générale. — *sp*, lame splanchnique du mésoblaste. — *so*, lame somatique du mésoblaste. — *mp'*, partie du mésoblaste splanchnique qui commence à se différencier en muscles. — *ch*, notochorde. — *x*, tige subnotochordale naissant comme une différenciation de la paroi dorsale de la cavité digestive. — *al*, cavité digestive.

(**) *nc*, canal neural. — *pr*, racine postérieure d'un nerf spinal. — *x*, tige subnotochordale. — *ao*, aorte. — *so*, mésoblaste somatique. — *sp*, mésoblaste splanchnique. — *mp*, plaque musculaire. — *mp'*, portion de plaque musculaire transformée en muscle. — *Ve*, portion de la plaque vertébrale qui donnera naissance aux corps vertébraux. — *al*, cavité digestive.

conclure que son atrophie, de même que son développement, s'opère d'avant en arrière. Pendant les derniers stades embryonnaires, on n'en trouve plus aucun vestige. On l'a rencontrée également chez l'Esturgeon, le *Lepidosteus*, les Téléostéens, le *Petromyzon* et les Amphibiens, où elle paraît se développer partout essentiellement de la même manière que chez les Elasmobranches. Chez l'Esturgeon, elle semble persister chez l'adulte à l'état de ligament sous-vertébral (Bridge, Salensky). On ne l'a encore observée chez aucun Amniote sous une forme complètement développée, bien que nous ayons trouvé chez le Poulet, Marshall et moi, un épaississement de l'hypoblaste qui en représente peut-être un rudiment (fig. 118, *x*).

Eisig a établi une comparaison intéressante entre la tige subnotochordale et un organe qu'il a rencontré dans une famille de Chétopodes, les Capitellidés. Dans ces formes, il existe un tube qui s'étend au-dessous de presque toute la longueur de la cavité digestive, dans laquelle il s'ouvre en avant, et probablement aussi en arrière. Un reste d'un tel tube pourrait facilement devenir un rudiment semblable à la tige subnotochordale des Ichthyopsidiens, et comme l'indique Eisig, la continuation de la cavité digestive dans cette dernière pendant sa formation, est manifestement favorable à cette vue sur sa nature originelle. Il est cependant difficile d'admettre qu'il y ait quelque connexion génétique directe entre l'organe d'Eisig chez les Capitellidés et la tige subnotochordale des Chordata.

Mésoblaste splanchnique et mésentère. — Le mésentéron consiste au début en un simple tube hypoblastique, qui s'enveloppe toutefois d'une couche de mésoblaste splanchnique. Cette couche ne se continue pas d'abord sur le côté dorsal du mésentéron ; mais elle s'étend peu à peu en dedans et se place entre l'hypoblaste du mésentéron et les organes situés au dessus. En même temps elle se différencie en deux feuillets, un feuillet épithélioïde externe, dont provient une partie de l'épithélium péritonéal, et un feuillet interne de cellules non différenciées, qui se transforme, avec le temps, en le tissu conjonctif et les parois musculaires du mésentéron. Les couches de tissu conjonctif se forment d'abord, et, des couches musculaires, celle qui est composée de fibres circulaires est la première à se montrer.

En même temps qu'elles se différencient, la couche de tissu conjonctif du péritoine se constitue.

Le mésentère. — Avant que le mésoblaste splanchnique ait entouré en dessus le tube digestif, l'insertion de ce dernier sur la paroi dorsale du corps occupe une grande largeur. Lorsque cet enveloppement est achevé, la couche de mésoblaste par laquelle se trouve suspendu le tube digestif, devient plus mince, et en même temps ce tube semble se porter en bas et s'éloigner de la colonne vertébrale.

Dans la partie de la cavité pleuropéritonéale générale qui peut en être considérée comme la division thoracique, le long de cette portion du tube digestif qui deviendra l'œsophage, l'éloignement dont nous venons de parler est très faible, mais il est très accusé dans la région

abdominale. Dans cette région, le tube digestif, d'abord rectiligne, se trouve suspendu au corps par une étroite bande aplatie de tissu mésoblastique. Cette bande comprimée est le *mésentère*, que l'on voit à son début dans la figure 125, et à un stade beaucoup plus avancé dans la figure 127, *M*. Il est recouvert de chaque côté par une couche de cellules aplaties, qui forment une partie de l'épithélium péritonéal général, tandis que son intérieur est constitué par un tissu indifférent.

A la simplicité primitive dans la manière d'être du mésentère, succède ordinairement dans la suite une disposition plus compliquée, due à l'allongement ultérieur de l'intestin et de l'estomac, et aux circonvolutions qui en résultent.

La couche d'épithélium péritonéal qui revêt la face ventrale de l'estomac se continue sur le foie, et après avoir enveloppé cet organe, se fixe sur la paroi abdominale inférieure (fig. 395). Ainsi, dans la région du foie, la cavité générale est divisée en deux moitiés par une membrane dont les deux faces sont tapissées par l'épithélium péritonéal, et qui enveloppe l'estomac du côté dorsal, le foie du côté ventral. La portion de cette membrane étendue entre l'estomac et le foie est étroite et constitue une sorte de mésentère par lequel le foie est fixé à l'estomac : on la désigne en anatomie humaine sous le nom de *petit épiploon* (*omentum minus*).

La partie de la membrane qui rattache le foie à la paroi abdominale antérieure constitue le *ligament falciforme* ou *ligament suspenseur* du foie. Il résulte d'une fusion secondaire, et n'est pas un reste d'un mésentère ventral primitif (Voy. p. 574).

Le mésentère de l'estomac, ou mésogastre, s'étend chez les Mammifères de manière à former un sac particulier appelé le grand *épiploon* (*omentum majus*).

Le mésentéron présente de bonne heure une division en trois segments. L'un, antérieur, s'étend jusqu'à l'estomac et se sépare comme *segment respiratoire*. Après la formation de l'invagination anale, la partie du mésentéron située en arrière de l'anus se distingue comme *segment postanal*, et entre celui-ci et le segment respiratoire, se trouve une partie moyenne qui forme le *segment intestinal* et *cloacal* du mésentéron.

Segment respiratoire du mésentéron.

Ce segment du tube digestif se distingue par ce fait, que ses parois émettent une série de diverticules pairs qui vont rencontrer la peau et qui forment, après une perforation de celle-ci aux points de contact, les fentes branchiales ou fentes viscérales.

Chez l'*Amphioxus*, la région respiratoire s'étend jusqu'à l'orifice du

diverticule hépatique, et par conséquent jusqu'à un point qui correspond au commencement de l'intestin chez les types supérieurs. Le nombre des fentes viscérales est réduit chez les Crâniotes; mais, de l'extension de ces fentes chez l'*Amphioxus*, jointe au fait que le nerf vague, qui est essentiellement le nerf des poches branchiales, fournit en outre, chez les Vertébrés supérieurs, aux parois de l'œsophage et de l'estomac, on peut légitimement conclure, comme l'a indiqué Gegenbaur, que la région respiratoire proprement dite comprenait aussi primitivement la portion du mésentéron qui, chez les Vertébrés supérieurs, forme l'œsophage et l'estomac.

Le sac respiratoire des Ascidies est l'homologue de la cavité respiratoire de l'*Amphioxus*.

Les particularités du développement des fentes branchiales dans les divers groupes de Vertébrés ont déjà été décrites dans la partie systématique de cet ouvrage.

Chez tous les Ichthyopsidiens, les parois d'un certain nombre de fentes branchiales se couvrent de replis, dans le mésoblaste desquels se développe un riche réseau de capillaires qui reçoit le sang des artères branchiales. Ces replis constituent les branchies internes proprement dites.

Outre les branchies internes, certains arcs viscéraux portent, dans les larves de *Polypterus*, de *Protopterus* et de beaucoup d'Amphibiens, des *appendices branchiaux externes* recouverts d'épiblaste. Ces branchies externes n'ont probablement aucune relation génétique avec les branchies internes.

Les branchies dites externes des embryons d'Élasmobranches ne sont autre chose que des branchies internes qui se prolongent à l'extérieur à travers les fentes branchiales.

La partie postérieure du segment respiratoire primitif du mésentéron devient, chez tous les Vertébrés supérieurs, l'œsophage et l'estomac. En ce qui concerne le développement de ces parties, le seul point digne d'être remarqué d'une manière spéciale, est le fait que, chez les Élasmobranches et les Téléostéens, la lumière dont elles sont creusées chez les très jeunes embryons s'oblitère complètement à un stade plus avancé, et que par conséquent la cavité digestive se transforme en un cordon solide de cellules (fig. 28 A, *œs*) dans les régions de l'œsophage et de l'estomac. Ainsi que la suggestion en a déjà été faite (p. 58), il ne semble pas impossible que cette particularité soit due à ce qu'à une certaine époque, la région œsophagienne du pharynx était perforée par des fentes branchiales.

Outre les branchies, deux organes importants, le corps thyroïde et les poumons, dérivent de la région respiratoire du tube digestif.

Corps thyroïde. — Nous avons déjà décrit, chez les Ascidies (p. 16), l'origine d'un diverticule en forme de gouttière de la paroi ventrale du sac branchial, qui est limité par deux replis latéraux, et que l'on

désigne sous le nom d'endostyle ou gouttière hypopharyngienne. Cette gouttière reste ouverte d'une manière permanente vers le sac pharyngien et paraît fonctionner comme un organe glandulaire sécrétant

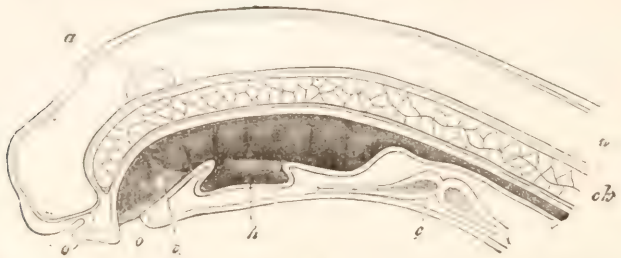


Fig. 429. — Coupe diagrammatique verticale d'une larve récemment éclose de *Petromyzon* (empruntée à Gegenbaur, d'après Calberla) (*).

du mucus. Comme l'a d'abord signalé W. Müller, il existe, chez l'*Amphioxus*, un organe très semblable et probablement homologue, la gouttière hypopharyngienne.

Chez les Vertébrés supérieurs, cet organe ne conserve jamais à l'état adulte sa manière d'être primitive. On observe cependant, chez la larve de *Petromyzon*, un diverticule ventral en forme de gouttière du pharynx, qui s'étend à peu près de la seconde à la quatrième fente viscérale. Cet organe, représenté en coupe longitudinale dans la figure 429, *h*, et en coupe transversale dans la figure 430, a été assimilé par W. Müller (nos 565 et 566) à la gouttière hypopharyngienne de l'*Amphioxus* et des Ascidies. Toutefois, il ne conserve pas longtemps son état primitif, et son orifice se réduit peu à peu à un simple pore situé entre la troisième et la quatrième des fentes viscérales permanentes (fig. 431, *th*). Cet orifice persiste pendant tout le stade Ammocète, mais l'organe devient très compliqué et présente des cornes antérieures et des cornes postérieures paires, ainsi qu'une partie moyenne contournée en spirale. La communication avec le pharynx s'oblitère chez l'adulte, tandis que l'organe se résorbe en partie, et en partie se divise en une série de follicules glandulaires qui, finalement, forment le *corps thyroïde*.

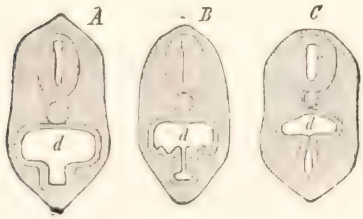


Fig. 430. — Coupes transversales diagrammatiques de la région branchiale d'une jeune larve de *Petromyzon* (empruntée à Gegenbaur, d'après Calberla) (**).

(*) *b*, bouche. — *o'*, fossette olfactive. — *v*, cloison séparant le stomodæum du mésentéron. — *h*, invagination thyroïde. — *n*, cordon medullaire. — *ch*, notochorde. — *c*, cœur. — *a*, vésicule auditive.
(**) *d*, région branchiale du pharynx.

La considération des faits exposés ci-dessus conduisit W. Müller à cette conclusion, *que le corps thyroïde des Crâniotes était dérivé de l'endostyle ou gouttière hypopharyngienne.* Chez tous les Vertébrés supérieurs, le corps thyroïde naît de la paroi ventrale du pharynx, dans la

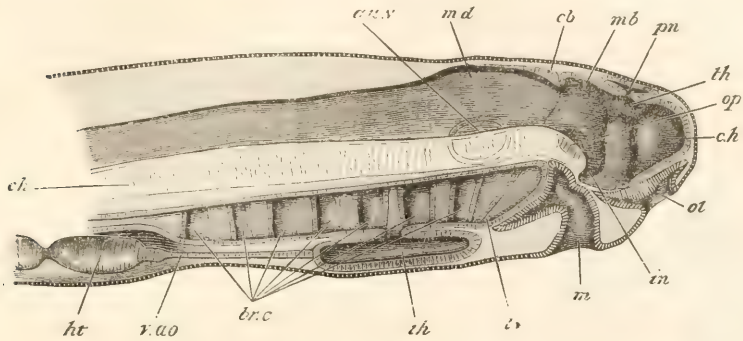


Fig. 431. — Coupe verticale diagrammatique de la tête d'une larve de *Petromyzon*, longue de 4mm,8, trois jours après l'éclosion.

Les vésicules optique et auditive sont supposées vues au travers des tissus. Les lettres *to* indiquent la base du voile, point où, d'après Scott, serait située la fente hyo-mandibulaire (*).

région de l'arc mandibulaire ou de l'arc hyoïdien, sous la forme d'un diverticule (fig. 432, *Th*), qui, après s'être séparé, se divise en follicules.

Chez les embryons d'Élasmobranches, cette glande apparaît d'assez bonne heure dans la région de l'*arc mandibulaire*, comme un diverticule de la paroi ventrale du pharynx, qui s'étend du bord de la bouche jusqu'au point où l'aorte ventrale se divise en les deux branches aortiques de l'arc mandibulaire (fig. 432, *Th*). Un peu plus tard, il devient solide chez le *Scyllium* et le *Torpedo*, tout en restant fixé à la paroi œsophagienne. Il continue à augmenter en longueur et se divise en un certain nombre de lobules pleins ramifiés, séparés par des cloisons de tissu conjonctif. Finalement, il perd ses connexions avec le pharynx, et les lobules se creusent d'une lumière. Chez l'*Acanthias*, la cavité de la glande persiste (W. Müller) jusqu'après la séparation de cette glande d'avec le pharynx. L'organe conserve pendant toute la vie sa position embryonnaire. Comme chez les Élasmobranches, il naît, chez les Amphibiens, dans la région de l'arc mandibulaire ; mais au moment de son apparition, il forme une double paroi épithéliale qui rattache le pharynx à la lame nerveuse de l'épiderme. Dans la suite, il se sépare de l'épiderme et affecte alors la forme ordinaire d'un diverticule du pharynx. Chez la plupart des Amphibiens, il se divise en deux lobes, de manière à constituer un corps pair. La connexion particulière du diverticule thyroïde

(*) *c.h*, hémisphère cérébral. — *th*, couche optique. — *in*, infundibulum. — *pn*, glande pinéale. — *mb*, cerveau moyen. — *cb*, cervelet. — *md*, moelle allongée. — *au.v*, vésicule auditive. — *op*, vésicule optique. — *ol*, fossette olfactive. — *m*, bouche. — *br.c*, poches branchiales. — *th*, involution thyroïde. — *ht*, ventricule du cœur. — *v.ao*, aorte ventrale. — *ch*, notochorde.

avec l'épiderme chez les Amphibiens, a été observée par Götte chez le *Bombinator*, et par Scott et Osborn chez le *Triton*. Il est assez difficile de voir quelle peut en être la signification.

Chez le Poulet (W. Müller), le corps thyroïde apparaît à la fin du second ou au commencement du troisième jour, sous la forme d'une excroissance de l'hypoblaste du pharynx, au niveau de l'origine de l'arc artériel antérieur. Cette excroissance devient, au quatrième jour, une masse solide de cellules, et elle perd, au cinquième, ses connexions avec l'épithélium du pharynx, en même temps qu'elle se divise en deux lobes. Au septième jour, elle s'est portée un peu en arrière, et les deux lobes se sont complètement séparés l'un de l'autre. Au neuvième, toute la formation se trouve enveloppée dans une capsule de tissu conjonctif, d'où partent intérieurement des cloisons qui la divisent en un certain nombre de lobes ou masses cellulaires pleines, et au seizième jour, elle consiste en un corps pair, composé de nombreux follicules ramifiés, creux, pourvus chacun d'une « *membrana propria* » et séparés les uns des autres par des cloisons de tissu conjonctif. Enfin, elle se porte en arrière jusqu'au point d'origine des carotides.

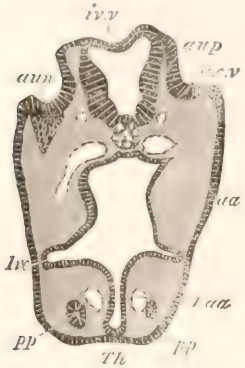


Fig. 162. — Coupe transversale de la tête d'un embryon d'Elasmobranche, prise au niveau de l'involution auditive (*).

Parmi les Mammifères, la glande thyroïde naît, chez le Lapin (Kolliker) et chez l'Homme (His), comme un diverticule creux du pharynx, au point de bifurcation de la paire antérieure d'arcs aortiques. Bientôt cependant elle devient solide, et dans la suite elle se sépare du pharynx pour venir se placer sur le côté ventral du larynx ou de la trachée. Les transformations qu'elle éprouve sont en général semblables à celles que l'on observe chez les Vertébrés inférieurs. Elle se divise en partie en deux lobes qui, toutefois, continuent à être réunis par un isthme (1). Le fait que la glande thyroïde naît tantôt dans la région de la première fente viscérale,

(1) D'après Wölfler (n° 571), le corps thyroïde apparaît, chez le Cochon et le Veau, sous la forme d'une paire de vésicules épithéliales qui se développent comme des excroissances des parois de la première paire de fentes viscérales. Wölfler essaie d'expliquer les observations contradictoires d'autres embryologistes, en supposant qu'ils eut pris les extrémités ventrales des poches viscérales pour un diverticule impair du pharynx. Stieda (n° 569) dit également que chez le Porc et le Mouton, la glande thyroïde naît à l'état de corps pair de l'épithélium d'une paire de fentes viscérales, à une période beaucoup plus reculée qu'il ne résulterait des observations de His et de Kölliker. Eu égard au développement comparatif de cet organe, il est difficile d'accepter soit la description de Wölfler, soit celle de Stieda. L'explication tentée par Wölfler des erreurs supposées de ses prédécesseurs, n'est certainement pas applicable au cas des Elasmobranches ou du *Petromyzon*, et j'incline à penser que la méthode des coupes transversales, qui a été ordinairement suivie dans les recherches, est moins sujette à erreur que celle des coupes longitudinales, que cet auteur a adoptée.

(*) *aup*, fossette auditive. — *aun*, ganglion du nerf auditif. — *ivv*, voûte du quatrième ventricule. — [illegible], veine cardinale antérieure. — *aa*, aorte. — *Laa*, racine aortique de l'arc mandibulaire. — [illegible], [illegible] phrique de cet arc. — *Ivc*, poche pharyngienne qui formera la première fente viscérale. — *Th*, rudiment du corps thyroïde.

tantôt dans celle de la seconde, doit sans doute s'expliquer par le caractère rudimentaire de cet organe.

Thymus. — Il convient de traiter ici du thymus, bien que la question de son origine soit presque aussi obscure que celle de sa fonction. On le considère le plus souvent comme se rattachant au système lymphatique. Kölliker montra le premier que cette manière de voir était probablement erronée, et il essaya de prouver que le thymus dérive, chez le Lapin, des parois de l'une des fentes viscérales, en se basant surtout sur ce fait, qu'il présente, chez l'embryon, un caractère épithélial.

Stieda (n° 569) a récemment confirmé les données de Kölliker. D'après ses observations, le thymus naît, chez le Porc et le Mouton, comme une excroissance paire des restes épithéliaux d'une paire de fentes viscérales. Ses deux lobes peuvent au début être creux (Mouton) ou pleins (Porc), mais dans tous les cas ils deviennent pleins dans la suite et s'unissent sur la ligne médiane. Suivant Stieda et His, les corpuscules dits de Hassall, dans la glande de l'adulte, sont les restes de la partie épithéliale de la glande chez l'embryon, et la portion lymphatique de cet organe est d'origine mésoblastique ; mais Kölliker considère les cellules lymphathiques comme des produits directs des cellules épithéliales embryonnaires.

Dans le cours de leur atrophie, les fentes viscérales postérieures donnent naissance à divers corps plus ou moins apparents, de nature pseudo-glandulaire, qui ont été surtout étudiés par Remak (1).

Vessie natatoire et poumons. — Tous les Ganoïdes et l'immense majorité des Téléostéens sont pourvus d'une vessie natatoire, dont le développement, cependant, n'est encore qu'imparfaitement connu.

Comme l'a d'abord montré Von Baer, elle naît, chez le Saumon et la Carpe, un peu en avant du foie sous la forme d'un diverticule du tube digestif. Dans ces formes, elle est d'abord située du côté dorsal et légèrement à droite, et elle s'étend ensuite en arrière au-dessus de l'intestin, entre les deux replis du mésentère.

L'absence de conduit pneumatique chez les Physoclistes semble due à une atrophie post-larvaire.

Chez le *Lepidosteus*, la vessie natatoire semble prendre naissance, de même que chez les Téléostéens, comme un diverticule de la paroi dorsale de l'œsophage.

Chez les embryons avancés de *Galeus*. *Mustelus* et *Acanthias*, Miklucho-Maclay a découvert un petit diverticule s'ouvrant sur la paroi dorsale de l'œsophage, qu'il considère comme le rudiment d'une vessie natatoire. Cette interprétation, toutefois, doit être considérée comme quelque peu douteuse.

Poumons. — Les poumons prennent naissance d'une manière presque identique chez toutes les formes de Vertébrés où le développement en

(1) Pour les détails sur ces organes, voyez Kölliker, *Entwicklungsgeschichte*, etc., p. 881 (trad. franç., p. 919).

a été observé. Ils consistent essentiellement en bourgeons ou saillies de la paroi ventrale de l'œsophage primitif.

En un point situé immédiatement en arrière des fentes viscérales, le tube digestif se trouve comprimé latéralement et étranglé en même temps dans sa partie moyenne, de sorte que sur une coupe transversale (fig. 433 1), sa cavité affecte une forme un peu en sablier, et présente une chambre supérieure ou dorsale *d*, réunie à une inférieure ou ventrale *l* par un col court et étroit.

L'extrémité postérieure du tube inférieur se dilate (fig. 433 2) et éprouve ensuite une division partielle en deux lobes (fig. 433 3). Toutes ces parties communiquent d'abord ensemble librement; mais bientôt elles s'isolent en arrière, en partie par suite de leur accroissement propre, en partie par un processus de constriction, tandis qu'en avant elles s'ouvrent dans la chambre inférieure de l'œsophage (fig. 437).

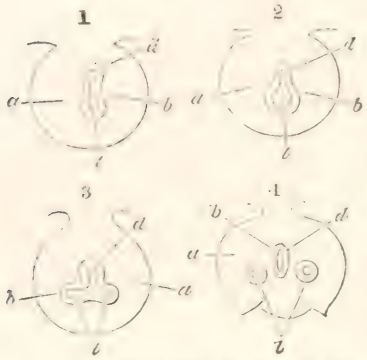


Fig. 433. — Diagrammes montrant la formation des poumons (d'après Götte) (*).

Le processus de constriction se continuant en avant, la chambre inférieure de l'œsophage, à laquelle sont suspendus les deux lobes mentionnés plus haut, se transforme peu à peu en un tube indépendant, qui s'ouvre en avant dans l'œsophage par une étroite ouverture en forme de fente. Le tube simple situé en avant est le rudiment de la trachée et du larynx, tandis que les deux diverticules qui suivent deviennent les bronches et les poumons (fig. 434, *lg*).

Pendant que les changements dont nous venons de parler s'accomplissent dans les parois hypoblastiques du tube digestif, le mésoblaste splanchnique qui entoure ces formations s'épaissit considérablement; mais il ne porte aucune trace des modifications qui s'accomplissent intérieurement, de telle sorte que le développement ci-dessus décrit des poumons et de la trachée ne peut être observé de l'extérieur. Toutefois, à mesure que les diverticules pairs des poumons s'étendent en

(*) *a*, mésoblaste. — *b*, hypoblaste. — *d*, cavité du tube digestif. — *l*, cavité du diverticule pulmonaire.

En 1, le tube digestif a commencé à s'étrangler en un canal supérieur et un inférieur; le premier est le tube digestif proprement dit, le second le tube pulmonaire; ils communiquent ensemble au milieu.

En 2, le tube inférieur (pulmonaire) s'est dilaté.

En 3, la portion dilatée du tube s'est étranglée en deux tubes qui communiquent encore l'un avec l'autre et avec le tube digestif.

En 4, ces deux tubes sont complètement séparés l'un de l'autre ainsi que du tube digestif, et le mésoblaste a [illegible] commencé à présenter extérieurement des modifications qui correspondent aux [illegible] intérieur.

arrière, le mésoblaste qui les enveloppe se dispose en deux lobes dans lesquels ils pénètrent graduellement.

Le mode de formation de ces parties paraît ne présenter aucune différence essentielle chez les types observés jusqu'ici, c'est-à-dire les Amphibiens, les Oiseaux et les Mammifères ; mais les auteurs sont en désaccord sur la question de savoir si les poumons naissent sous la forme d'un diverticule simple ou pair, et si les rudiments de ces organes se constituent avant ceux de la trachée. Si la description précédente est exacte, il semblerait que l'une quelconque de ces alternatives puisse se soutenir. Au point de vue phylogénétique, l'ontogénie des poumons semble cependant impliquer que ces organes constituaient au début une formation impaire, qu'ils sont devenus pairs secondairement, et que l'apparition de la trachée était relativement tardive.

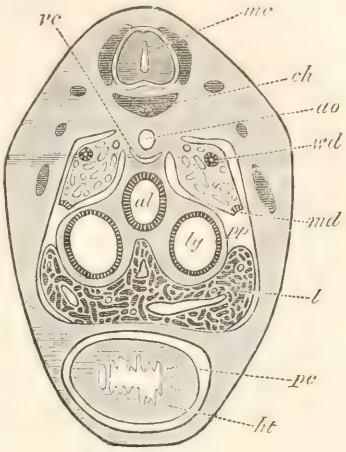


Fig. 434. — Coupe transversale de la région cardiaque d'un embryon de *Lacerta muralis*, pour montrer le mode de formation de la cavité péricardique (*).

Le développement ultérieur des poumons est tout d'abord, au moins chez les types supérieurs, essentiellement semblable à celui d'une glande en grappe. De nombreuses branches partent de chacun des diverticules primitifs. Chez les Oiseaux et les Mammifères (fig. 370), ces branches sont principalement limitées aux parties dorsales et latérales. Elles pénètrent dans le mésoblaste environnant et continuent à émettre des branches secondaires et tertiaires. Dans le mésoblaste qui les entoure, apparaissent de nombreux capillaires, et Boll admet que l'accroissement subséquent des tubes bronchiaux est due à l'action réciproque du mésoblaste jusqu'ici passif et de l'hypoblaste.

Les modifications qui surviennent ultérieurement dans les poumons varient un peu chez les diverses formes.

Les sacs aériens sont les parties les plus caractéristiques des poumons d'Oiseaux. Ils sont essentiellement constitués par les extrémités dilatées des diverticules primitifs ou de leurs principales branches.

Chez les Mammifères (Kölliker, n° 298), les extrémités des tubes bronchiaux se dilatent en vésicules, que l'on peut appeler cellules aériennes primaires. Par suite de leur développement aux extrémités des ramuscules bronchiques ces cellules sont tout d'abord limitées à la surface des poumons. A une

(*) *ht*, cœur. — *pc*, cavité péricardique. — *al*, tube digestif. — *lg*, poumon. — *l*, foie. — *pp*, cavité générale. — *md*, extrémité ouverte du canal de Müller. — *wd*, canal de Wolff. — *vc*, veine cave inférieure. — *ao*, aorte. — *ch*, notochorde. — *mc*, moelle épinière.

période plus avancée, les cellules aériennes primaires se divisent chacune en deux ou trois parties et forment des cellules aériennes secondaires, en même temps que les tubes bronchiaux les plus petits, qui continuent toujours à se subdiviser, donnent partout naissance à de nouvelles cellules aériennes. Enfin, les tubes bronchiaux cessent de se ramifier, et les cellules aériennes des plus petits lobules, en s'accroissant ultérieurement, arrivent à s'ouvrir dans une chambre commune. Avant que les poumons entrent en en activité, les cellules aériennes embryonnaires éprouvent une dilatation considérable.

Trachée et larynx. — Le développement de la trachée et du larynx n'exige pas une description détaillée. Le larynx se forme comme une simple dilatation de la trachée, et ses parties cartilagineuses sont de même nature que celles de ce dernier organe.

Il résulte de la description précédente, que tout l'appareil pulmonaire est dû à un système de tubes hypoblastiques ramifiés qui se développent par bourgeonnement au milieu d'une masse de tissu mésoblastique, et à l'épithélium desquels les éléments hypoblastiques donnent naissance, tandis que le mésoblaste fournit les tissus élastique, musculaire, cartilagineux, vasculaire, et autres tissus conjonctifs de la trachée et des bronches.

Il n'est nullement douteux que les poumons et la vessie natatoire ne soient des formations homologues, et d'après le très intéressant mémoire d'Eisig sur la vessie natatoire des Chétopodes (1), il est très probable qu'elles constituent des modifications divergentes d'un organe primitif qui servait de réservoir aux gaz sécrétés dans le tube digestif; ces gaz étaient sans doute utilisés dans la respiration lorsque, pour une cause quelconque, la respiration ordinaire par les branchies devenait insuffisante.

Une telle formation pourrait facilement devenir un organe purement respiratoire, auquel l'air arriverait de l'extérieur et qui constituerait ainsi un poumon proprement dit, ou remplir surtout un rôle hydrostatique et former une vessie natatoire, comme chez les Ganoïdes et les Téléostéens.

Il est probable que la vessie natatoire s'est atrophiée chez les Élasmobranches, et l'organe découvert par Micklucho-Maclay en est peut-être un dernier reste.

Segment moyen du mésentéron. — Le segment moyen du mésentéron, qui devient l'intestin et le cloaque, est primitivement un tube droit, dont la partie intestinale s'ouvre en dessous, du côté du sac vitellin, chez la plupart des embryons de Vertébrés.

Cloaque. — Chez les Élasmobranches, dont les embryons présentent probablement une disposition très primitive du mésentéron, ce segment

(1) H. Eisig, *Ueber das Vorkommen eines Schwimmblasenähnlichen Organs bei Anneliden* (*Mittheil. a. d. zool. Station zu Neapel*, vol. II, 1881).

n'est pas tout d'abord séparé d'une manière nette de la division postanale située en arrière. En face du point où, dans la suite, se formera l'anus, apparaît une dilatation du mésentéron, qui vient se mettre en contact avec le tégument externe (fig. 34 E, *an*). Cette dilatation devient la partie hypoblastique du cloaque. Elle communique en arrière avec l'intestin postanal (fig. 439 D), en avant avec l'intestin, et peut se définir : *la portion dilatée du tube digestif qui reçoit les conduits génitaux et urinaires, et qui s'ouvre à l'extérieur par le proctodæum.*

Chez l'Esturgeon et les Amphibiens, la région cloacale est indiquée par un diverticule ventral du mésentéron, même avant la fermeture du blastopore. Elle est représentée, chez les Amphibiens, à l'un des premiers stades dans la fig. 80, et à une période plus avancée dans la figure 435, lorsqu'elle arrive en contact avec la peau, au point où l'invagination anale est à la veille de se former.

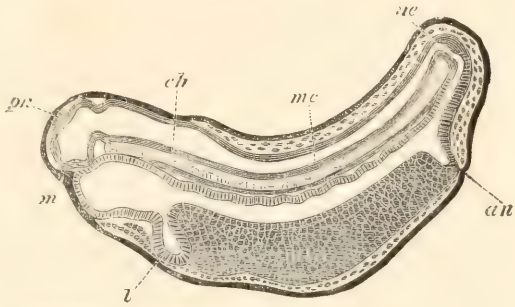


Fig. 435. — Coupe longitudinale d'un embryon avancé de *Bombinator* (d'après Götte) (*).

Chez les Sauropsidiens et les Mammifères, le cloaque apparaît sous la forme d'une dilatation du mésentéron, dans laquelle s'ouvre l'orifice de l'allantoïde presque aussitôt après que la partie postérieure du mésentéron s'est constituée.

Les dernières modifications qu'il subit ont été traitées en même temps que les organes génito-urinaires.

Intestin. — La région du mésentéron située en avant du cloaque forme l'intestin. Chez certains Vertébrés, l'intestin conserve presque sa forme primitive de tube droit, et dans ces types, sa partie antérieure est caractérisée par la présence d'un repli particulier que l'on désigne, lorsqu'il offre un haut degré de spécialisation, sous le nom de valvule spirale. Cette formation se montre sous sa forme la plus simple chez l'Ammocète, où elle consiste en un repli de la paroi de l'intestin, qui, sur une coupe transversale, donne à la lumière de ce canal une forme semi-lunaire, et qui décrit un demi-tour de spire.

Chez les Élasmobranches, un repli semblable à celui de l'Ammocète apparaît d'abord chez l'embryon. Dès le début, ce repli n'est pas tout à fait droit, mais il s'enroule le long de l'intestin suivant une hélice à tours très écartés. Dans le cours du développement, il se transforme en une crête épaisse et très saillante qui se projette dans la cavité de

(*) *m*, bouche. — *an*, anus. — *l*, foie. — *ne*, canal neurentérique. — *mc*, canal médullaire. *ch*, notochorde. — *pn*, glande pinéale.

l'intestin (fig. 403, *i*). L'hélice qu'il décrit devient beaucoup plus serrée, et il acquiert ainsi la forme de la valvule spirale adulte. On rencontre également une valvule spirale chez la Chimère et les Ganoïdes ; mais chez les Téléostéens, les Amphibiens et les Vertébrés supérieurs, on ne trouve aucune trace d'une semblable formation.

La présence de cet organe particulier paraît être un caractère très primitif des Vertébrés. L'intestin des Ascidies offre exactement la même particularité que celui de l'Ammocète, et peut-être l'embryologie nous permet-elle de conclure que les ancêtres des Chordata étaient pourvus d'un intestin droit, dans la cavité duquel se projetait un repli destiné à augmenter l'étendue de l'épithélium intestinal.

Chez toutes les formes qui manquent de valvule spirale, à l'exception de quelques Téléostéens, l'intestin acquiert une longueur beaucoup plus considérable que celle de la cavité qui le renferme, et, par suite, décrit nécessairement des circonvolutions plus ou moins nombreuses.

La partie postérieure se dilate d'ordinaire notablement pour former le rectum ou, comme chez les Mammifères, le gros intestin.

Il existe, chez les Élasmobranches, une glande particulière qui s'ouvre dans la paroi dorsale du rectum, et chez beaucoup d'autres formes on rencontre un cœcum au commencement du rectum ou du gros intestin.

Chez les Téléostéens, l'Esturgeon et le Lepidostée, un certain nombre de poches en cœcums, appelées cœcums pancréatiques (appendices pyloriques), s'ouvrent dans l'extrémité antérieure de l'intestin. Chez l'Esturgeon adulte, ces poches se réunissent pour former une glande compacte, mais elles naissent, chez l'embryon, sous la forme de nombreux diverticules isolés du duodénum.

Deux organes glandulaires très importants et très constants, le foie et le pancréas, sont en connexion avec la partie antérieure de la région moyenne du tube digestif, que l'on peut appeler le duodénum.

Foie. — Le foie est, chez l'embryon, l'organe glandulaire le premier formé et le plus volumineux.

Il se montre sous sa forme la plus simple chez l'*Amphioxus*, immédiatement en arrière de la région respiratoire, comme un diverticule unique et non ramifié du tube digestif, qui se dirige en avant et qui est situé au côté gauche du corps.

Chez tous les Vertébrés proprement dits, la glande présente une structure beaucoup plus compliquée. Elle naît comme un diverticule ventral du duodénum (fig. 435, *l*). Ce diverticule peut être d'abord simple et se développer ensuite en deux lobes, comme chez les Élasmobranches (fig. 436) et les Amphibiens, ou affecter dès le début la forme de deux diverticules inégaux, comme chez les Oiseaux (fig. 437) ; ou bien encore, comme chez le Lapin (Kölliker), un seul diverticule prend

d'abord naissance et un second apparaît un peu plus tard. Quelle qu'en soit la forme primitive, les diverticules hépatiques pénètrent dans un épaississement spécial du mésoblaste splanchnique.

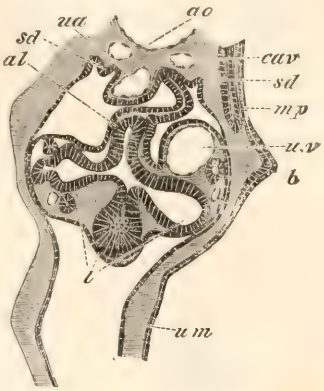


Fig. 436. — Coupe transversale de la portion ventrale du tronc d'un jeune embryon de *Scyllium* au niveau du cordon ombilical (*).

Bientôt les diverticules primitifs émettent un certain nombre de bourgeons creux, qui deviennent rapidement plus longs et plus nombreux, et forment les cylindres dits hépatiques. Ceux-ci ne tardent pas à s'anastomoser et à s'unir entre eux, de manière à constituer un réseau irrégulier. En même temps que se forme le réseau hépatique, les veines vitelline et viscérales réunies (*u.v*) émettent en traversant le foie de nombreux rameaux, et finissent par se résoudre en un plexus composé de canaux qui forment un réseau secondaire entre les cylindres hépatiques. Suivant Götte, ces canaux sont des lacunes chez les Amphibiens ; mais chez les Élasmobranches, et probablement chez tous les autres Vertébrés, ils sont pourvus dès le début de parois qui, malgré leur délicatesse, sont bien distinctes.

On ne sait pas encore d'une manière certaine si les cylindres hépatiques sont, dans la règle, creux ou pleins. Chez les Elasmobranches, ils sont d'abord pourvus d'une large lumière, qui se rétrécit peu à peu, sans cependant disparaître entièrement. Il semble en être de même chez les Amphibiens et quelques Mammifères. Même dès le début, la lumière des cylindres est beaucoup plus difficile à apercevoir chez les Oiseaux; Remak les considère comme solides, et Kölliker est d'accord avec lui sur ce point. Kölliker les a également trouvés solides chez le Lapin.

Le réseau hépatique embryonnaire donne naissance au parenchyme du foie adulte, dont la disposition générale est semblable à celle de ce réseau. Les vaisseaux sanguins, d'abord très gros, sont disposés très irrégulièrement, et ce n'est qu'à une époque relativement avancée que se constituent les lobules hépatiques avec l'arrangement caractéristique de leurs vaisseaux.

Les conduits biliaires proviennent de quelques-uns des cylindres hépatiques primitifs, ou, comme cela paraît être le cas chez les Élasmobranches et les Oiseaux (fig. 437), des plus gros culs-de-sac des deux diverticules primitifs.

(*) *b*, nageoire pectorale. — *ao*, aorte dorsale. — *cav*, veine cardinale. — *ua*, artère vitelline. — *uv*, veine vitelline unie à la veine sous-intestinale. — *al*, duodénum. — *l*, foie. — *sd*, orifice du canal segmentaire dans la cavité générale. — *mp*, plaque musculaire. — *um*, canal vitellin.

La vésicule biliaire est si inconstante et la disposition des conduits qui s'ouvent dans l'intestin tellement variable, qu'il est impossible d'en donner un exposé général. Chez les Élasmobranches, le diverticule médian primitif (fig. 436) donne naissance au canal cholédoque, dont l'extrémité antérieure se dilate pour former une vésicule biliaire.

Chez le Lapin, le canal cholédoque est dû à un diverticule de l'intestin, au point d'insertion des deux lobes primitifs. La vésicule biliaire naît sous la forme d'un diverticule du lobe primitif droit.

Pendant la vie embryonnaire, le foie est relativement très développé, et il remplit sans nul doute, par rapport à la circulation, un rôle important.

Pancréas. — Autant que l'on sait, le développement du pancréas s'effectue suivant un type très constant dans toute la série des Crâniotes, bien que cet organe fasse défaut chez quelques Poissons osseux et quelques Cyclostomes, et qu'il soit très réduit chez la plupart des Téléostéens et chez le *Petromyzon*.

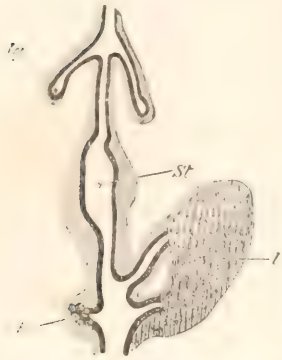


Fig. 437. — Diagramme du tube digestif d'un Poulet au quatrième jour (d'après Götte) (*).

Il apparaît presque à la même époque que le foie, sous la forme d'un bourgeon creux de la paroi dorsale de l'intestin, à peu près en face, mais cependant un peu en arrière du diverticule hépatique (fig. 437, *p*). Bientôt il prend sensiblement, chez les Élasmobranches et les Mammifères, la forme d'un entonnoir renversé, et de la partie dorsale élargie de cet entonnoir partent de nombreux diverticules qui s'avancent dans le mésoblaste splanchnique, dont le rôle est passif.

A mesure que les canalicules s'allongent et se ramifient, des prolongements vasculaires se développent entre eux, et l'ensemble forme un corps glandulaire compacte compris dans le mésentère sur le côté dorsal du tube digestif. La cavité en entonnoir perd sa forme primitive, s'allonge et prend les caractères d'un conduit excréteur.

Il est évident, d'après ce mode de développement, que les cellules glandulaires du pancréas dérivent de l'hypoblaste.

Il est impossible d'examiner en détail l'origine des dispositions variables des conduits pancréatiques. Dans quelques cas, chez le Lapin (Kölliker) par exemple, les deux lobes et leurs conduits excréteurs résultent d'une division de la glande primitive et de son conduit ; ailleurs, comme chez l'Oiseau, un second diverticule s'élève du tube digestif. Dans un grand nombre de cas, la disposition primitive avec un conduit unique persiste.

(*) [illegible] désigne l'hypoblaste. La partie ombrée qui l'entoure est le mésoblaste splanchnique. [illegible] — *p*, pancréas. — *l*, foie.

Segment postanal du mésentéron. — Il existe chez les embryons de tous les Chordata un segment du mésentéron qui est situé en arrière de l'anus, et qui s'atrophie invariablement à une période relativement précoce de la vie embryonnaire ; mais il est beaucoup mieux développé chez les formes inférieures que chez les supérieures. Ainsi que Kowalevsky l'a d'abord fait voir, il est primitivement en continuité avec le tube neural à son extrémité postérieure.

Le conduit qui réunit le canal neural et le tube digestif a déjà été décrit sous le nom de canal neurentérique ; il représente les restes du blastopore.

Chez les Tuniciers, la portion du mésentéron qui, selon toute probabilité, correspond à l'intestin postanal des Vertébrés, suit immédiatement la partie dilatée dont provient la cavité branchiale et l'intestin définitif. On a déjà vu que la notochorde et les muscles de Têtard d'Ascidie dérivent des parties dorsale et latérales de cette portion du tube digestif primitif. Ce qui reste de ses parois forme un cordon cellulaire plein (fig. 438, *al'*), qui s'atrophie, ou selon Kowalevsky, donne naissance à des vaisseaux sanguins.

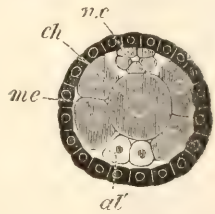


Fig. 438. — Coupe optique transversale de la queue d'un embryon de *Phallusia mamillata* (d'après Kowalevsky) (*).

Chez l'*Amphioxus*, l'intestin postanal est bien distinct ; mais il n'est pas très long et il s'atrophie à une période relativement précoce.

Chez les Elasmobranches, cette partie du tube digestif est fort bien développée, et persiste pendant une période considérable de la vie embryonnaire. Elle se développe de la manière suivante dans le genre *Scyllium*.

Peu de temps après le stade où l'anus se trouve indiqué par un prolongement papilliforme que le tube digestif envoie en bas vers la peau, l'intestin postanal commence à développer une dilatation terminale ou vésicule, qui est reliée au reste du canal par un pédoncule plus étroit.

Les parois de la vésicule ainsi que du pédoncule sont constituées par un épithélium sensiblement columnaire. En avant, la vésicule communique par un étroit passage avec le canal neural, et elle se continue en arrière en deux cornes qui correspondent aux deux protubérances caudales dont nous avons parlé précédemment (p. 59). Au point où le canal se continue en ces deux cornes, ses parois perdent la netteté de leurs contours et se confondent avec le mésoblaste adjacent.

Pendant les stades qui suivent, la queue s'allongeant de plus en plus, la partie postanale du tube digestif s'accroît en même temps, sans éprouver toutefois de modification dans aucun de ses traits essentiels. A l'époque de son développement maximum, sa longueur est d'environ le tiers de celle de tout le tube digestif.

Les particularités qu'elle offre au stade qui précède presque immédiate-

(*) Cette coupe est pratiquée sur un embryon du même âge que celui représenté dans la figure 8 IV. — *ch*, notochorde. — *n.c*, canal neural. — *me*, mésoblaste. — *al'*, hypoblaste de la queue.

ment l'apparition des branchies externes, sont représentées dans une série de coupes transversales de la queue (fig. 439). Les quatres coupes ci-jointes ont été choisies dans une série assez complète d'environ cent vingt.

En arrière (A) est une vésicule terminale (*alv*) de 0mm,25 de diamètre, qui communique en haut par un étroit orifice avec le canal neural (*nc*); elle se continue par un pédoncule en forme de tube, qui est également tapissé par un épithélium columnaire, et qui s'étend sur une longueur d'environ trente coupes (B *al*). Son diamètre moyen égale à peu près 0mm,084, et les parois en sont très épaisses. La tige subnotochordale (*x*) repose sur son extrémité antérieure; mais elle ne s'étend pas en arrière jusqu'à la vésicule terminale.

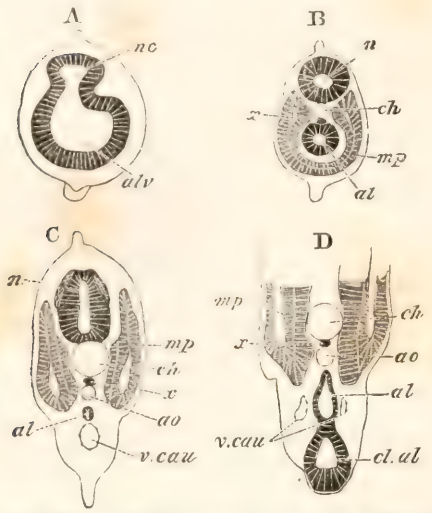


Fig. 439. — Quatre coupes de la portion postanale de la queue d'un embryon du même âge que celui représenté dans la figure 34 F. — A est la coupe postérieure (*).

Le pédoncule à parois épaisses de cette vésicule est relié à la portion cloacale du tube digestif par un tube très étroit et à parois minces (C *al*). Ce tube présente un calibre assez uniforme sur la plus grande partie de sa longueur, et son diamètre ne dépasse pas 0mm,035. Ses parois sont formées de cellules épithéliales aplaties. Dans le voisinage du cloaque, il devient plus étroit et son diamètre se réduit à 0mm,03. En avant de ce point, il se dilate de nouveau rapidement, et s'ouvre ensuite sur le côté dorsal de la portion cloacale du tube digestif, immédiatement en arrière de l'anus (D *al*).

Très peu de temps après le stade auquel correspondent les figures qui précèdent, la portion postanale du tube digestif devient pleine au point situé un peu en arrière de l'anus où elle était précédemment le plus grêle, et elle ne tarde pas à s'y interrompre.

Une fois commencée, l'atrophie de cette partie du tube digestif marche rapidement. Sa partie postérieure se réduit d'abord à une faible rudiment situé près de l'extrémité de la queue. Il n'existe plus de vésicule terminale ni de canal neurentérique. La partie du segment postanal du tube digestif qui vient immédiatement en arrière du cloaque est représentée pendant un court espace de temps par un faible reste de la portion dilatée qui, antérieurement, s'ouvrait dans le cloaque.

Chez les Téléostéens, la vésicule découverte par Kupffer à l'extrémité de la queue (fig. 41, *hyv*) représente probablement la vésicule située à l'extrémité de l'intestin postanal chez les Elasmobranches.

(*) *nc*, canal neural. — *al*, intestin postanal. — *alv*, vésicule caudale de l'intestin postanal. — *x*, tige subnotochordale. — *mp*, plaque musculaire. — *ch*, notochorde. — *cl.al*, cloaque. — *ao*, aorte. — *v.cau*, veine caudale.

Chez le *Petromyzon* et les Amphibiens, on rencontre un intestin postanal bien développé, qui communique avec un canal neurentérique et s'atrophie peu à peu. Il est représenté chez l'embryon de *Bombinator* dans la figure 435.

L'intestin postanal est moins développé chez les Amniotes que chez les Ichthyopsidiens. Un canal neurentérique s'observe pendant une courte période chez divers Oiseaux (Gasser, etc.) et chez le Lézard, mais il disparaît de très bonne heure. Il existe cependant, comme l'a signalé Kölliker, chez les Oi-

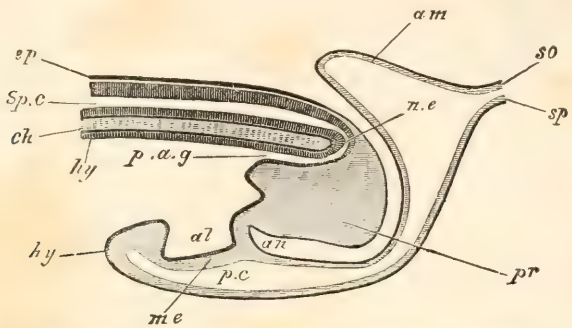


Fig. 440. — Coupe longitudinale diagrammatique de l'extrémité postérieure d'un embryon d'Oiseau au moment de la formation de l'allantoïde (*).

seaux (fig. 440, *p. a. g.*) ainsi que chez les Mammifères (le Lapin), mais particulièrement chez les derniers, un intestin postanal bien marqué, qui se continue en arrière sous la forme d'un tube étroit depuis le cloaque jusque dans la queue. Il s'atrophie de bonne heure comme dans les formes inférieures.

La signification morphologique de l'intestin postanal et du canal neurentérique a déjà été examinée dans le chapitre XII, p. 301.

Stomodæum.

La partie antérieure du tube digestif définitif est formée par une invagination épiblastique qui constitue une fossette plus ou moins grande, dont la paroi interne est en contact avec l'extrémité antérieure aveugle de la cavité digestive primitive.

Chez les Ascidies, cette fossette est située à la surface dorsale (fig. 9, *o*) et devient la cavité orale définitive de ces formes. On la dit se former d'une manière asymétrique chez la larve d'*Amphioxus* (voyez p. 6) ; mais son développement exige de nouvelles observations.

Elle apparaît toujours, chez les Vertébrés proprement dits, sur la face ventrale de la tête, immédiatement en arrière de la région du

(*) *ep*, épiblaste. — *Sp.c*, canal neural. — *ch*, notochorde. — *n.e*, canal neurentérique. — *hy*, hypoblaste. — *p.a.g*, intestin postanal. — *pr*, restes de la ligne primitive repliés sur le côté ventral. — *al*, allantoïde. — *me*, mésoblaste splanchnique. — *an*, point où se formera l'anus. — *p.c*, cavité périviscérale. — *am*, amnios. — *so*, somatopleure. — *sp*, splanchnopleure.

cerveau antérieur (fig. 441) ; elle est plus profonde chez le *Petromyzon* (fig. 431, *m*) que chez toute autre forme connue.

De la cavité buccale primaire ou stomodæum, naît la fossette pituitaire (fig. 441, *pt*), dont nous avons déjà décrit le développement (p. 401).

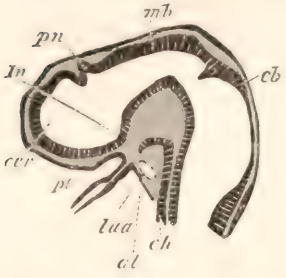


Fig. 441. — Coupe longitudinale de l'encéphale d'un jeune embryon de *Pristiurus* (*).

La cloison qui sépare le stomodæum du mésentéron se perfore toujours d'ordinaire à un stade précoce du développement ; et bien que la limite entre les deux cavités reste indiquée par le voile chez le *Petromyzon*, cependant, chez les Vertébrés supérieurs, toute trace d'une semblable séparation disparaît, et les limites originelles de la cavité buccale primitive s'effacent, tandis qu'une cavité buccale secondaire s'établit, tapissée en partie par l'hypoblaste et en partie par l'épiblaste.

Abstraction faite des organes qui s'y rattachent, cette cavité présente des variations importantes de structure. Elle conserve un caractère assez simple chez la plupart des Poissons ; mais chez les Dipnoïques, sa limite externe s'étend de manière à entourer l'orifice ventral du sac nasal, qui constitue dès lors les narines postérieures.

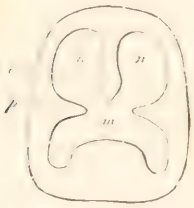


Fig. 442. — Diagramme montrant la division de la cavité buccale primitive en une portion respiratoire en haut et la cavité buccale proprement dite en bas (empruntée à Gegenbaur) (**).

Chez les Amphibiens et les Amniotes, l'orifice des narines postérieures se trouve également compris en dedans des limites de la cavité buccale.

D'importantes modifications surviennent ultérieurement chez les Amniotes.

En premier lieu, une plaque naît de chacun des bourgeons maxillaires supérieurs et se porte en dedans (fig. 442, *p*) ; les deux plaques se rencontrent sur la ligne médiane et forment une cloison horizontale qui divise la partie antérieure de la cavité buccale primitive en une portion dorsale respiratoire (*n*), renfermant l'orifice des narines postérieures, et une ventrale qui forme la cavité buccale définitive. Ainsi formées, ces deux divisions s'ouvrent en arrière dans une cavité commune. Une plaque osseuse se développe dans l'intérieur de la cloison horizontale, qui constitue alors la voûte palatine.

(*) [illegible] impair des hémisphères cérébraux. — *pn*, glande pinéale. — *In*, infundibulum. — *pt*, [illegible] de la poche orale, destinée à former le corps pituitaire. — *mb*, cerveau moyen. — *cvr*, [illegible]. — *ch*, notochorde. — *al*, tube digestif. — *laa*, artère de l'arc mandibulaire.

(**) *p*, plaque palatine du bourgeon maxillaire supérieur. — *m*, cavité buccale définitive. — *n*, partie [illegible] du [illegible] nasal. — *g*, [illegible] intermaxillaire.

Une cloison internasale (fig. 442, *e*) peut diviser plus ou moins complètement la cavité dorsale en deux canaux, qui communiquent chacun avec une cavité nasale.

Chez les Mammifères, un prolongement postérieur du palais, dans lequel ne se développe pas de plaque osseuse, constitue le voile du palais.

Le second changement observé chez les Amniotes, et qui se produit aussi chez quelques Amphibiens, est dû à ce fait, que le segment du mésentéron dans lequel s'ouvrent les poches branchiales se transforme, lors de l'atrophie de ces formations, en la partie postérieure de la cavité buccale.

Les organes qui dérivent de la cavité buccale sont : la langue, les diverses glandes salivaires et les dents; mais ces dernières seulement fixeront ici notre attention.

Dents. — On doit considérer les dents comme un produit spécial de la muqueuse orale. Gegenbaur et O. Hertwig ont montré que, par leur mode de développement, elles ressemblent essentiellement aux écailles placoïdes des Elasmobranches, et que dans ce groupe ces dernières formations s'étendent à une certaine distance dans la cavité buccale.

Les dents doivent donc, ainsi que l'a indiqué Gegenbaur, être regardées comme des écailles placoïdes plus ou moins spécialisées, dont la présence dans la cavité buccale s'explique par le fait, que cette cavité est doublée par une invagination de l'épiderme. La différence la plus importante entre le développement des dents et celui des écailles placoïdes consiste en ce que, dans le cas des dents, un bourgeon centripète spécial de l'épiblaste va rencontrer une papille de tissu conjonctif, ce qui n'a pas lieu pour les écailles.

Bien qu'on doive considérer les dents comme des formations primitivement épiblastiques, on en trouve cependant, chez les Téléostéens et les Ganoïdes, sur les arcs hyoïdien et branchiaux, et il est fort possible que celles que l'on rencontre sur quelques autres parties de la bouche se développent réellement dans l'hypoblaste.

Les dents sont formées par deux organes distincts, savoir : une calotte épithéliale et une papille de tissu conjonctif.

Ainsi qu'il résulte plus particulièrement des recherches étendues de Tomes, le mode général de développement des dents est essentiellement le même pour tous les Vertébrés ; il convient donc de le décrire tel qu'on l'observe chez les Mammifères.

Le long de la ligne suivant laquelle les dents sont sur le point de se développer, apparaît un bourrelet épithélial qui s'avance dans le tissu conjonctif sous-jacent et qui dérive de la couche columnaire interne de l'épithélium buccal. Aux points où vont se former les dents, ce bourrelet éprouve des modifications spéciales. Il s'épaissit d'abord un peu, par suite du déve-

loppement dans son intérieur d'un certain nombre de cellules arrondies, de sorte qu'il se compose alors : 1° d'une couche externe de cellules columnaires ; 2° d'un noyau central de cellules arrondies, de nature épithéliale comme la couche précédente. En second lieu, l'organe prend peu à peu la forme d'un dôme (fig. 443, *e*) et recouvre une papille du tissu conjonctif sous-épithélial (*p*), qui s'est développée dans l'intervalle.

De cette formation épithéliale, que l'on peut appeler l'*organe de l'émail*, et de la papille qu'elle recouvre, qui peut recevoir le nom de *papille dentaire*, dérive toute la dent. Lorsque ces parties se sont constituées, il se forme autour du rudiment de chaque dent une capsule particulière de tissu conjonctif, la *capsule dentaire*.

Avant que cette capsule soit nettement formée, l'organe de l'émail et la papille dentaire sont le siège d'importants changements. Les cellules épithéliales arrondies dont est formé le noyau de l'organe de l'émail se transforment en un tissu particulier qui a tous les caractères du tissu conjonctif embryonnaire ordinaire, tandis qu'en même temps l'épithélium adjacent à la papille dentaire, et qui tapisse la face interne de l'organe de l'émail, acquiert des caractères un peu différents de ceux de l'épithélium situé à la face externe de l'organe. Ses cellules deviennent nettement columnaires et forment un épithélium cylindrique très régulier. Cette couche intervient seule dans la formation de l'émail. Les cellules de la couche épithéliale externe de l'organe adamantin s'aplatissent un peu, et la surface de cette couche est relevée d'une multitude de papilles courtes qui pénètrent dans le tissu très vasculaire du sac dentaire. Entre l'épithélium de l'organe de l'émail et le tissu conjonctif adjacent, se trouve partout une membrane délicate appelée la *membrana præformativa*.

Fig. 443. — Diagramme montrant le développement des dents (empruntée à Gegenbaur (*).

La papille dentaire se compose d'un noyau très vasculaire et d'une couche superficielle dépourvue de vaisseaux, adjacente à l'épithélium interne de l'organe de l'émail. Les cellules de la couche superficielle sont disposées de telle manière qu'elles offrent presque l'aspect d'un épithélium.

La première formation des parties dures de la dent débute au sommet de la papille dentaire. La couche externe de la papille commence à se calcifier et produit une mince couche de dentine. Presque simultanément, la couche épithéliale interne de l'organe adamantin dépose sur cette dentine une mince couche d'émail (fig. 443). De l'émail et de la dentine continuent à se déposer jusqu'à ce que la couronne de la dent ait pris sa forme définitive. Pendant ce processus, l'organe de l'émail se réduit à une mince couche, et toute la couche externe de la papille dentaire se transforme en dentine, tandis que la partie interne persiste à l'état de pulpe.

(*) *p*, papille dentaire. — *e*, organe de l'émail.

La racine se forme plus tard que la couronne, mais l'organe de l'émail ne s'étend pas sur cette partie de la dent, de sorte qu'elle n'est composée que de dentine.

Par suite de la formation de la racine, la couronne de la dent est poussée au dehors; elle traverse le sac dentaire et fait librement saillie à l'extérieur.

La partie du sac qui entoure la racine de la dent produit le cément et se convertit en le périoste de l'alvéole dentaire.

La figure 443 représente d'une manière schématique le développement général des organes de l'émail et des papilles dentaires. On voit trois organes de l'émail qui naissent du bourrelet épithélial. Cette disposition se présente lorsque les dents sont successivement remplacées. L'organe adamantin le plus inférieur et le plus jeune (*e*) a pris la forme d'une coiffe enveloppant une papille dentaire, mais aucune calcification ne s'est encore produite.

Au stade suivant, il s'est formé une calotte de dentine, qui s'est elle-même recouverte d'une couche d'émail dans les dents plus âgées. Comme on peut le conclure du diagramme précédent, le bourrelet épithélial primitif dont dérive l'organe de l'émail ne se résorbe pas nécessairement après la formation d'une dent, mais il peut donner naissance à de nouveaux organes de l'émail. Lorsque l'organe adamantin est arrivé à un certain degré de développement, il perd sa connexion avec le bourrelet épithélial (fig. 443).

La disposition représentée dans la figure 443, où des organes de l'émail dérivent successivement du même bourrelet épithélial, se rencontre chez la plupart des Vertébrés, à l'exception des Téléostéens. Chez ces derniers, toutefois (Tomes), un nouvel organe de l'émail pousse de l'épithélium vers l'intérieur pour chaque dent nouvellement formée.

Proctodæum.

Chez tous les Vertébrés, la partie cloacale du tube digestif qui reçoit

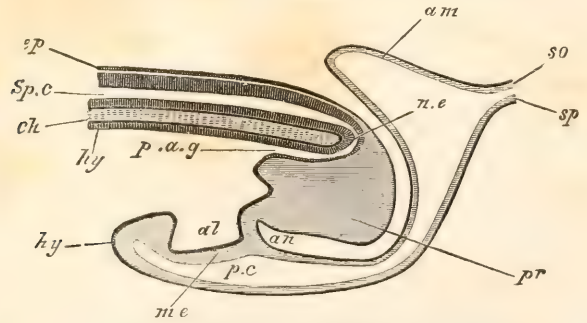


Fig. 444. — Coupe longitudinale diagrammatique de l'extrémité postérieure d'un embryon d'Oiseau au moment de la formation de l'allantoïde (*).

les conduits urogénitaux communique avec l'extérieur par une invagination épiblastique constituant un proctodæum.

(*) *ep*, épiblaste. — *Sp.c*, canal neural. — *ch*, notochorde. — *n.e*, canal neurentérique. — *hy*, hypoblaste. — *p.a.g*, intestin postanal. — *pr*, restes de la ligne primitive repliés sur le côté ventral. — *al*, allantoïde. — *me*, mésoblaste. — *an*, point où se formera l'anus. — *p.c*, cavité périviscérale. — *am*, amnios. — *so*, somatopleure. — *sp*, splanchnopleure.

D'ordinaire, cette invagination n'est pas très profonde, et dans la plupart des cas la cloison qui la sépare du cloaque hypoblastique ne disparaît que longtemps après la perforation du stomodæum ; cependant, chez le *Petromyzon*, elle est résorbée avant que la bouche communique avec le pharynx.

Le mode de formation du proctodæum est en général extrêmement simple, et se trouve représenté dans la figure 435 (*an*).

Chez la plupart des formes, la limite originelle entre l'épiblaste du proctodæum et l'hypoblaste du cloaque primitif disparaît après qu'une communication libre s'est établie entre les deux cavités.

La formation du proctodæum est un peu plus compliquée chez les Oiseaux que dans les autres types, par la raison qu'il donne naissance à la bourse de Fabricius.

Le proctodæum apparaît lorsque l'extrémité de la queue de l'embryon commence à se soulever (fig. 444, *an*), et il est situé près de l'extrémité antérieure (originellement la postérieure en apparence) de la ligne primitive. Sa position marque la limite antérieure du segment postanal de l'intestin.

La première apparition de la bourse de Fabricius a lieu au septième jour (chez le Poulet) sous la forme d'un diverticule dorsal du proctodæum. La perforation complète de la cloison tendue entre le proctodæum et le segment cloacal du tube digestif survient seulement vers le quinzième jour de la vie fœtale, et le rapprochement des couches épithéliales des deux organes, qui prépare leur résorption, est dû en partie à ce que le tissu mésoblastique intermédiaire se creuse de nombreuses lacunes.

Le segment hypoblastique du cloaque des Oiseaux, qui reçoit les orifices des conduits urogénitaux, est séparé d'une manière permanente par un repli, du segment épiblastique ou proctodæum proprement dit, avec lequel communique la bourse de Fabricius.

Tube digestif et ses annexes.

(561) B. Afanassiew. Ueber Bau u. Entwicklung d. Thymus d. Säugeth. (*Archiv f. mikr. Anat.* Bd. XIV. 1877).

(562) Fr. Boll. *Das Prinzip d. Wachsthums.* Berlin, 1876.

(563) F. Gasser. Die Entstehung d. Cloakenöffnung bei Hühnerembryonen (*Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth.* 1880).

(564) A. Gotte. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Darmkanals im Hühnchen.* 1867.

(565) W. Müller. Ueber die Entwickelung der Schilddrüse (*Jenaische Zeitschrift*, VI. 1871).

(566) W. Müller. Die Hypobranchialrinne d. Tunicaten (*Jenaische Zeitschrift*, VII. 1872).

(567) S. L. Schenk. Die Bauchspeicheldrüse d. Embryo (*Anatomisch-physiologische Untersuchungen*, 1872).

(568) E. Selenka. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte d. Luftsäcke d. Huhns (*Zeit. f. wiss. Zool.* 1866).

(569) L. Stieda. *Untersuch. üb. d. Entwick. d. Glandula Thymus, Glandula thyroidea, u. Glandula carotica.* Leipzig, 1881.

(570) C. Fr. Wolff. De formatione intestinorum (*Nov. Comment. Akad. Petrop.* 1766).

(571) A. Wölfler. *Ueb. d. Entwick. u. d. Bau d. Schilddrüse.* Berlin, 1880.
Voyez aussi Kölliker (298), Götte (296), His (232 et 297), Foster et Balfour (295), Balfour (292), Remak (302), Schenk (303), etc.

Dents.

(572) T. H. Huxley. On the enamel and dentine of teeth (*Quart. J. of Micros. Science.* III. 1855).
(573) R. Owen. *Odontography.* London, 1840-1845.
(574) Ch. S. Tomes. *Manual of dental anatomy, human and comparative.* London, 1876.
(575) Ch. S. Tomes. On the development of teeth (*Quart. J. of Micros. Science*, XVI, 1876).
(576) W. Waldeyer. Structure and development of teeth (*Stricker's Histology.* 1870).
Voyez aussi Kölliker (298), Gegenbaur (294), Hertwig (306), etc.

FIN DU SECOND VOLUME.

BIBLIOGRAPHIE

CEPHALOCHORDA

(1) A. Kowalevsky. Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus* (*Mém. Acad. impér. des Sciences de Saint-Pétersbourg*, 7e sér., XI. 1867).

(2) A. Kowalevsky. Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus* (*Archiv f. mikr. Anat.*, XIII. 1877).

(3) Leuckart u. Pagenstecher. Untersuchungen über niedere Seethiere (*Müller's Archiv*. 1858).

(4) Max Schultze. Beobachtung junger Exemplare von *Amphioxus* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, III. 1851).

(5) A. M. Marshall. On the mode of Oviposition of *Amphioxus* (*Journ. of Anat. and Phys.*, X. 1876).

UROCHORDA (TUNICIERS)

(6) P. J. van Beneden. Recherches s. l'Embryogénie, l'Anat. et la Physiol. des Ascidies simples (*Mém. Acad. Roy. de Belgique*, XX).

(7) W. K. Brooks. On the development of *Salpa* (*Bull. of the Museum of Comp. Anat. at Harvard College, Cambridge Mass.*).

(8) H. Fol. *Etudes sur les Appendiculaires du détroit de Messine*. Genève et Bâle, 1872.

(9) Ganin. Neue Thatsachen a. d. Entwicklungsgeschichte d. Ascidien (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XX. 1870).

(10) C. Gegenbaur. Ueber den Entwicklungscyclus von *Doliolum* nebst Bemerkungen über die Larven dieser Thiere (*Zeit. f. wiss. Zool.*, VII. 1856).

(11) A. Giard. Études critiques des travaux d'embryogénie relatifs à la parenté des Vertébrés et des Tuniciers (*Archiv. Zool. expériment.*, I. 1872).

(12) A. Giard. Recherches sur les Synascidies (*Archiv. Zool. expériment.*, I. 1872).

(13) O. Hertwig. Untersuchungen üb. d. Bau u. d. Entwicklung des Cellulose-Mantels d. Tunicaten (*Jenaische Zeitschrift*, VII. 1873).

(14) T. H. Huxley. Remarks upon *Appendicularia* and *Doliolum* (*Phil. Trans.* 1851).

(15) Th. H. Huxley. Observations on the anatomy and physiology of *Salpa* and *Pyrosoma* (*Phil. Trans.* 1851).

(16) Th. H. Huxley. Anatomy and development of *Pyrosoma* (*Linean Trans.*, XXIII. 1860).

(17) Keferstein u. Ehlers. *Doliolum* (*Zoologische Beiträge*, 1861).

(18) A. Kowalevsky. Entwicklungsgeschichte d. einfachen Ascidien (*Mém. Acad. Pétersbourg*, 7e sér., X. 1866).

(19) A. Kowalevsky. Beitrag. z. Entwick. d. Tunicaten (*Nachrichten d. königl. Gesell. zu Göttingen*. 1868).

(20) A. Kowalevsky. Weitere Studien üb. d. Entwicklung d. einfachen Ascidien (*Archiv f. mikr. Anat.*, VII. 1871).

(21) A. Kowalevsky. Ueber Knospung d. Ascidien (*Archiv f. mikr. Anat.*, X. 1874).

(22) A. Kowalevsky. Ueber die Entwicklungsgeschichte d. *Pyrosoma* (*Archiv f. mikr Anat.*, XI. 1875).

(23) A. Krohn. Ueber die Gattung *Doliolum* u. ihre Arten (*Archiv f. Naturgeschichte*, XVIII. 1852).

(24) A. Krohn. Ueber die Entwicklung d. Ascidien (*Müller's Archiv.* 1852).

(25) A. Krohn. Ueber die Fortpflanzungsverhältnisse d. Botrylliden (*Archiv f. Naturgeschichte*, XXXV. 1869).

(26) A. Krohn. Ueber die früheste Bildung d. Botryllenstöcke (*Archiv f. Naturgeschicte*, XXXV. 1869).

(27) C. Kupffer. Die Stammverwandschaft zwischen Ascidien u. Wirbelthieren (*Archiv f. mikr. Anat.*, VI. 1870).

(28) C. Kupffer. Zur Entwicklung d. einfachen Ascidien (*Archiv f. mikr. Anat.*, VIII. 1872).

(29) H. de Lacaze-Duthiers. Recherches sur l'organisation et l'Embryogénie des Ascidies (*Molgula tubulosa*) (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, LXX, p. 1154. 1870.)

(30) H. de Lacaze-Duthiers. Les Ascidies simples des côtes de France (Développement de la Molgule) (*Archiv Zool. expériment.*, III. 1874).

(31) R. Leuckart. *Salpa* u. Verwandte (*Zoologische Untersuchungen*, II).

(32) E. Metschnikoff. Observations sur le développement de quelques Animaux (*Botryllus* et Ascidies simples) (*Bull. d. l'Acad. Pétersbourg*, XIII. 1869).

(33) H. Milne-Edwards. Observations s. l. Ascidies composées des côtes de la Manche (*Mémoires d. l'Institut*, XVIII. 1842.)

(34) W. Salensky. Ueber d. embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVII. 1877).

(35) W. Salensky. Ueber die Knospung d. Salpen (*Morphol. Jahrbuch*, III. 1877).

(36) W. Salensky. Ueber die Entwicklung d. Hoden u. über den Generationswechsel d. Salpen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX. Suppl., 1878.)

(37) C. Semper. Ueber die Entstehung d. geschichteten Cellulose-Epidermis d. Ascidien (*Arbeit. a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, II. 1875).

(38) Fr. Todaro. *Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe*. Roma, 1875.

(39) Fr. Todaro. Sui primi fenomeni dello sviluppo delle Salpe (*Reale Accademia dei Lincei*, IV. 1880).

ÉLASMOBRANCHES

(40) F. M. Balfour. A preliminary account of the development of the Elasmobranch Fishes (*Quart. J. of Micr. Science*, XIV. 1876).

(41) F. M. Balfour. A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London, 1878. (Réimprimé in *Journal of Anat. and Physiol.* 1876, 1877 et 1878).

(42) Z. Gerbe. *Recherches sur la segmentation de la cicatrule et la formation des produits adventifs de l'œuf des Plagiostomes et particulièrement des Raies.* Voy. aussi *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie.* 1872.

(43) W. His. Ueb. d. Bildung v. Haifischenembryonen (*Zeit. für Anat. u. Entwick.*, II. 1877).

(44) A. Kowalevsky. Développement de l'*Acanthias vulgaris* et du *Mustelus lævis* (en russe). *Transactions de la Société des naturalistes de Kiew*, I. 1870).

(45) R. Leuckart. Ueber die allmählige Bildung d. Körpergestalt bei d. Rochen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, II, p. 258).

(46) Fr. Leydig. *Rochen u. Haie.* Leipzig, 1852.

(47) A. W. Malm. Bidrag till kännedom om utvecklingen af Rajæ (*Kongl. vetenskaps akademiens förhandlingar.* Stockholm, 1876).

(48) Joh. Müller. *Glatter Haie des Aristoteles und über die Verschiedenheiten unter den Haifischen und Rochen in der Entwicklung des Eies.* Berlin, 1840.

(49) S. L. Schenk. Die Eier von *Raja quadrimaculata* innerhalb der Eileiter (*Sitz. der k. Akad. Wien*, LXXIII. 1873).

(50) A. Schultz. Zur Entwicklungsgeschichte des Selachiereis (*Archiv für mickr. Anat.*, XI. 1875).

(51) Alex. Schultz. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte d. Knorpelfische (*Archiv für. mikr Anat.*, XIII. 1877).

(52) C. Semper. Die Stammesverwandschaft d. Wirbelthiere u. Wirbellosen (*Arbeit. a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, II. 1875).

(53) C. Semper. Das Urogenitalsystem d. Plagiostomen, etc. (*Arbeit. a. d. zoot.-zoot. Instit.* Würzburg, II. 1875).

(54) Wyman. Observations on the Development of *Raja batis* (*Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences*, IX. 1864).

TÉLÉOSTÉENS

(55) A. Agassiz. On the young stages of some Osseous Fishes. I. Development of the Tail (*Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*. XIII. Présenté le 11 Oct. 1877.)

(56) A. Agassiz. II. Development of the Flounders (*Proceedings of the American Acad. of Arts and Sciences*, XIV. Présenté en juin 1878.)

(57) K. E. v. Baer. *Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische.* Leipzig, 1835.

(58) Ch. van Bambeke. Premiers effets de la fécondation sur les œufs des Poissons : sur l'origine et la signification du feuillet muqueux ou glandulaire chez les Poissons osseux (*Comptes rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, LXXIV. 1872.)

(59) Ch. van Bambeke. Recherches sur l'Embryologie des Poissons osseux (*Mém. couronnés et Mém. de savants étrangers de l'Académie roy. Belgique*, XL. 1875).

(60) E. v. Beneden. A contribution to the history of the Embryonic development of the Teleosteans (*Quart. J. of Micr. Sci.*, XVIII. 1878).

(61) E. Calberla. Zur Entwicklung des Medullarrohres u. d. Chorda dorsalis d. Teleostier u. d. Petromyzonten (*Morphologisches Jahrbuch*, III. 1877).

(62) A. Gotte. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere (*Archiv f. mikr. Anat.*, IX. 1873).

(63) A. Gotte. Ueber d. Entwicklung d. Central Nervensystems der Teleostier (*Archiv f. mikr. Anat.*, XV. 1878).

(64) A. Gotte. Entwick. d. Teleostierkeime (*Zoologischer Anzeiger*, I, n° 3. 1878).

(65) W. His. Untersuchungen über die Entwicklung von Knochenfischen, etc. (*Zeit f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte*, I. 1876).

(66) W. His. Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo (Saumon). (*Archiv f. Anat. u. Physiol.* 1878).

(67) E. Klein. Observations on the early Development of the Common Trout (*Quart. J. of Micr. Science*, XVI. 1876).

(68) C. Kupffer. Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische (*Archiv f. mikr. Anat.*, IV. 1868).

(69) C. Kupffer. *Ueber Laichen u. Entwicklung des Ostsee-Herings.* Berlin, 1878.

(70) M. Lereboullet. Recherches sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Ecrevisse (*Annales Sciences nat.*, 4e sér., I. 1854).

(71) M. Lereboullet. Recherches d'Embryologie comparée sur le développement de la Truite (*An. Sci. Nat.*, 4e sér., XVI. 1861).

(72) T. Oellacher. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXII, 1872 et XXIII. 1873)

(72*) H. Rathke (*Abh. z. Bildung u. Entwick. d. Menschen u. Thiere.* 2e partie *Blennius.* Leipzig, 1832-3).

(73) Rieneck. Ueber die Schichtung des Forellenkeims (*Archiv f. mikr. Anat.*, V. 1869).

(74) S. Stricker. Untersuchungen über die Entwicklung der Bachforelle (*Sitzungsberichte der Wiener k. Akad. d. Wiss.*, LI. 1865).

(75) Carl. Vogt. Embryologie des Salmones (*Histoire naturelle des Poissons de l'Europe centrale*, de L. Agassiz. 1842).

(76) C. Weil. Beitrage zur Kenntniss der Knochenfische (*Sitzungsber. der Wiener kais. Akad. der Wiss.*, LXVI. 1872).

CYCLOSTOMES

(77) E. Calberla. Der Befruchtungsvorgang beim *Petromyzon Planeri* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX. 1878).

(78) E. Calberla. Ueb. d. Entwicklung d. Medullarrohres u. d. Chorda dorsalis d. Teleostier u. d. Petromyzonten (*Morpholog. Jahrbuch*, III. 1877).

(79) C. Kupffer u. B. Benecke. *Der Vorgang d. Befruchtung am Ei d. Neunaugen.* Königsberg, 1878.

(80) Aug. Müller. Ueber die Entwicklung d. Neunaugen. (*Müller's Archiv*, 1856).

(81) Aug. Müller. *Beobachtungen üb. d. Befruchtungserscheinungen im Ei d. Neunaugen.* Königsberg, 1864.

(82) W. Müller. Das Urogenitalsystem d. *Amphioxus* u. d. Cyclostomen (*Jenaische Zeitschrift*, IX. 1875).

(83) Ph. Owsjannikoff. Die Entwick. von d. Flussneunaugen. Vorläuf. Mittheilung. (*Mélanges biologiques tirés du Bulletin de l'Acad. imp. Saint-Pétersbourg*, VII. 1870.)

(84) Ph. Owsjannikoff. *Sur le développement du Petromyzon fluviatilis* (en russe).

(85) Anton. Schneider. *Beiträge z. vergleich. Anat. u. Entwickl. d. Wirbelthiere.* Berlin, 1879.

(86) M. S. Schultze. Die Entwickl. v. *Petromyzon Planeri.* Gekronte Preisschrift. Haarlem, 1856.

(87) W. B. Scott. Vorläufige Mittheilung üb. d. Entwicklungsgeschichte d. Petromyzonten (*Zoologischer Anzeiger*, III Jahrg. 1880).

GANOIDES

Esturgeon.

(88) Knoch. Die Beschr. d. Reise z. Wolga Behufs d. Sterlettbefruchtung (*Bull. Soc. nat.* Moscou, 1871).

(89) A. Kowalevsky. Ph. Owsjannikoff, et N. Wagner. Die Entwick. d. Störe. Vorläuf. Mittheilung. (*Mélanges Biologiques tirés du Bulletin d. l'Acad. Imp. Saint-Pétersbourg*, III. 1870).

(90) W. Salensky. Développement du Sterlet (*Acipenser ruthenus*) 2e Partie. *Mémoires de la Societé des Naturalistes de l'Université imperiale de Kasan.* 1878 et 79 (en russe). 1re Partie, extrait dans Hoffmann et Schwalbe's *Jahresbericht* pour 1878. Trad. franç. (*Archiv. de biol.*, II, 1881).

(91) W. Salensky. Zur Embryologie d. Ganoiden (Acipenser). (*Zoologischer Anzeiger*, I, nos 11, 12, 13.)

Lépidostée.

(92) Al. Agassiz. The development of *Lepidosteus* (*Proc. amer. Acad. of Arts and Sciences*, XIII. 1878).

AMPHIBIENS

(93) Ch. van Bambeke Recherches sur le développement du Pélobate brun (*Memoires couronnés, etc., de l'Acad. roy. de Belgique*, 1868).

(94) Ch. van Bambeke. Recherches sur l'embryologie des Batraciens (*Bulletin de l'Acad. roy. de Belgique*, 1875).

(95) Ch. van Bambeke. Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens (*Archives de Biologie*, I. 1880).

(96) K. E. von Baer. Die Metamorphose des Eies der Batrachier (*Müller's Archiv*, 1834).

(97) B. Benecke. Ueber die Entwicklung des Erdsalamanders (*Zoologischer Anzeiger* 1880).

(98) S. F. Clarke. Development of *Amblystoma punctatum.* 1re part. Développement extérieur (*Studies from the Biological Laboratory of the Johns Hopkins University*, n° 2, 1880).

(99) H. Cramer. Bemerkungen üb. d. Zellenleben in d. Entwick. d. Froscheies (*Müller's Archiv.* 1848).

(100) A. Ecker. *Icones Physiolog.* 1851-1852.

(101) A. Götte. *Die Entwicklungsgeschichte der Unke.* Leipzig, 1875.

(102) C. K. Hoffmann. Amphibia. *Klassen u. Ordnungen d. Thierreichs*, 1873-1879.
(103) T. H. Huxley. Article Amphibia, in *Encyclopædia Britannica*.
(104) A. Moquin-Tandon. Développement des Batraciens anoures (*Annales des Sciences naturelles*, 6e série, III, 1875).
(105) G. Newport. On the impregnation of the Ovum in Amphibia (trois mémoires). (*Phil. Trans.* 1851-1853 et 1854.)
(106) V. K. Parker. On the structure and development of the Skull of the common Frog. *Phil. Trans.*, CLXI. 1871.)
(107) W. K. Parker. On the structure and development of the Skull of the Batrachia (*Phil. Trans.*, 2e part., CXLVI. 1876).
(108) W. C. H. Peters. Ueber die Entwicklung der Coecilien und besonders von *Coecilia compressicauda* (*Berlin. Monatsbericht*, p. 40, 1874).
(109) W. C. H. Peters. Ueber die Entwicklung der Coecilien (*Berlin. Monatsbericht*, p. 483. 1875).
(110) J.-L. Prevost et J.-B. Dumas. Deuxième Mém. s. l. génération. Développement de l'œuf d. Batraciens (*Ann. Sc. nat.*, II. 1824).
(111) R. Remak. *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere*, 1850-1858.
(112) M. Rusconi. *Développement de la Grenouille commune depuis le moment de sa naissance jusqu'à son état parfait*, 1826.
(113) M. Rusconi. *Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre*, 1851.
(114) W.-B. Scott et H.-F. Osborn. On the early development of the common Newt (*Quart. J. of Micr. Science*, XXIX. 1879).
(115) S. Stricker. Entwicklungsgeschichte von *Bufo cinereus* (*Sitz. d. kaiserl. Acad. zu Wien*, 1860).
(116) S. Stricker. Untersuchungen über die ersten Anlagen in Batrachier-Eier (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XI. 1861).

OISEAUX

(117) K. E. von Baer. *Ueb. Entwicklungsgeschichte d. Thiere.* Königsberg, 1828-1837.
(118) F. M. Balfour. The development and growth of the layers of the Blastoderm, et On the disappearance of the Primitive Groove in the Embryo Chick (*Quart. J. of micros. Science*, XIII. 1873).
(119) M. Braun. Die Entwicklung d. Wellenpapagei's, 1re partie (*Arbeit. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, V. 1879).
(120) M. Braun. Aus d. Entwick. d. Papageien; I. Rückenmark; II. Entwicklung d. Mesoderms; III. Die Verbindungen zwischen Rückenmark u. Darm bei Vogeln (*Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg*, N. F. XIV-XV. 1879-1880).
(121) J. Disse. Die Entwicklung des mittleren Keimblattes im Hühnerei (*Archiv für mikr. Anat.*, XV. 1878).
(122) J. Disse. Die Entstehung d. Blutes u. d. ersten Gefässe im Hühnerei (*Archiv f. mikr. Anat.*, XVI. 1879).
(123) Fr. Durante. Sulla struttura della macula germinativa delle uova di Gallina (*Ricerche nel Laboratorio di Anatomia della R. Università di Roma*).
(124) E. Dursy. *Der Primitivstreif des Hühnchens.* 1867.
(125) M. Duval. Étude sur la ligne primitive de l'embryon de Poulet (*Annales des Sciences naturelles*, VII. 1879).
(126) M. Foster and F. M. Balfour. *Elements of Embryology*, 1re partie. London 1874. Trad. franç. Paris, 1877.
(127) Gasser. Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen (*Schriften d. Gesell. zur Beford. d. gesammten Naturwiss. zu Marburg*, II. Supplément I. 1879).
(128) A. Gotte. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Wirbelthiere. II. Die Bildung d. Keimblatter u. d. Blutes im Hühnerei (*Archiv für mikr. Anat.*, X. 1874).
(129) V. Hensen. Embryol. Mitth. (*Archiv f. mikr. Anat.*, III. 1867.)
(130) W. His. *Untersuch. üb. d. erste Anlage d. Wirbelthierleibes.* Leipzig, 1868.
(131) W. His. *Unsere Körperform und das physiol. Problem ihrer Entstehung.* Leipzig, 1875.

(132) W. His. Der Keimwall des Hühnereies u. d. Entstehung d. parablastischen Zellen (*Zeit. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte*, I. 1876).

(133) W. His. Neue Untersuchungen üb. die Bildung des Hühnerembryo I (*Archiv f. Anat. u. Phys.*, 1877).

(134) E. Klein. Das mittlere Keimblatt in seiner Bezieh. z. Entwick. d. ers. Blutgefässe und Blutkörp. im Hühnerembryo (*Sitzungsber. Wien. Akad.*, LXIII. 1871).

(135) A. Kölliker. *Entwicklungsgeschichte d. Menschen u. d. höheren Thiere.* Leipzig, 1879.

(136) C. Kupffer. Die Entsteh. d. Allantois u. d. Gastrula d. Wirbelth. (*Zoolog. Anzeiger*, II, p. 520, 593, 612. 1879).

(137) C. Kupffer and B. Benecke. Photogramme z. Ontogenie d. Vögel. (*Nov. Act. d. k. Leop.-Carol.-Deutschen Akad. d. Naturforscher*, XLI. 1879.)

(138) J. Oellacher. Untersuchungen über die Furchung u. Blatterbildung im Hühnerei (*Stricker's Studien.* 1870).

(139) C. H. Pander. *Beiträge z. Entwick. d. Hünchens im Eie.* Würzburg, 1817

(140) A. Rauber. Ueber die Embryonalanlage des Hühnchens (*Centralblatt für d. medic. Wissenschaften.* 1874-75).

(141) A. Rauber. *Ueber die Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan.* 1876.

(142) A. Rauber. Primitivrinne und Urmund. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens (*Morphol. Jahrbuch*, II. 1876).

(143) A. Rauber. *Primitivstreifen und Neurula der Wirbelthiere in normaler und pathologischer Beziehung.* 1877.

(144) R. Remak. *Untersuch. üb. d. Entwicklung d. Wirbelthiere.* Berlin, 1850-55.

(145) S. L. Schenk. Beiträge z. Lehre v. d. Organanlage im motorischen Keimblatt (*Sitz. Wien. Akad.*, LVII. 1860).

(146) S. L. Schenk. Beiträge z. Lehre v. Amnion (*Archiv f. mikr. Anat.*, VII. 1871).

(147) S. L. Schenk. *Lehrbuch d. vergleich. Embryol. d. Wirbelthiere.* Wien, 1874.

(148) S. Stricker. Mittheil. üb. d. selbstständigen Bewegungen embryonaler Zellen (*Sitz. Wien. Akad.*, XLIX. 1864).

(149) S. Stricker. Beiträge zur Kenntniss des Hühnereies (*Wiener Sitzungsber.*, LIV. 1866).

(150) H. Virchow. *Ueber d. Epithel. d. Dottersackes im Hühnerei.* Inaug. Diss. Berlin, 1875.

(151) W. Waldeyer. Ueber die Keimblätter und den Primitivstreifen bei der Entwicklung des Hühnerembryo (*Zeitschrift für rationelle Medicin.* 1869).

(152) C. F. Wolff. *Theoria generationis.* Halæ, 1759.

(153) C. F. Wolff. *Ueb. d. Bildung d. Darmcanals im bebrüteten Hünchen.* Halle, 1812.

REPTILES

(154) C. Kupffer et Benecke. *Die erste Entwicklung am Ei d. Reptilien.* Königsberg, 1878.

(155) C. Kupffer. Die Entstehung d. Allantois u. d. Gastrula d. Wirbelthiere (*Zoologischer Anzeiger*, II, pp. 520, 593, 612. — 1879).

Lacertiens.

(156) F. M. Balfour. On the early Development of the Lacertilia, together with some observations, etc. (*Quart. J. of Micr. Science*, XIX. 1879.)

(157) Emmert u. Hochstetter. Untersuchung üb. d. Entwick. d. Eidechsen in ihren Eiern. (*Reil's Archiv*, X. 1811.)

(158) M. Lereboullet. Développement de la Truite, du Lézard et du Limnée. II. Embryologie du Lézard (*An. Sc. nat.*, 4e sér., XVII, 1862).

(159) W. K. Parker. Structure and Devel. of the Skull in Lacertilia (*Phil. Trans.*, CLXX, p. 2. 1879).

(160) H. Strahl. Ueb. d. Canalis myeloentericus d. Eidechse (*Schrift. d. Gesell. z. Beför. d. gesam. Naturwiss.* Marburg, 23 juillet 1880).

Ophidiens.

(161) H. Dutrochet. Recherches sur les enveloppes du fœtus (*Mém. Soc. méd. d'Émulation*, VIII. Paris, 1816).

(162) W. K. Parker. On the skull of the commonSnake (*Phil. Trans.*, 2e partie, CLXIX, 1878).

(163) H. Rathke. *Entwick. d. Natter.* Königsberg. 1839.

Chéloniens.

(164) L. Agassiz. *Contributions to the Natural History of the United States*, II. 1857. *Embryology of the Turtle.*

(165) W. K. Parker. On the development of the skull and nerves in the green Turtle (*Proc. of the Roy. Soc.*, XXVIII. 1879). Voy. aussi *Nature*, 14 avril 1879, et *Challenger Reports*, I. 1880.

(166) H. Rathke. *Ueb. d. Entwicklung d. Schildkröten.* Braunschweig, 1848.

Crocodiliens.

(167) H. Rathke. *Ueber die Entwicklung d. Krokodile.* Braunschweig, 1866.

MAMMIFÈRES

(168) K. E. von Baer. *Ueb. Entwicklungsgeschichte d. Thiere.* Königsberg, 1828-1837.

(169) Barry. Researches on Embryology, 1e sér. (*Philosophical Transactions*, 1838, 2e part.), 2e sér. (Ibid., 1839, 2e part.), 3e sér. (Ibid. 1840).

(170) Ed. van Beneden. *La maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire d. Mammifères.* Bruxelles, 1875.

(171) Ed. van Beneden. Recherches sur l'embryologie des Mammifères (*Archives de Biologie*, I. 1880).

(172) Ed. v. Beneden et Ch. Julin. Observations sur la maturation, etc., de l'œuf chez les Cheiroptères (*Archives de Biologie*, I, 1880).

(173) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgeschichte d. Säugethiere u. des Menschen.* Leipzig, 1842.

(174) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgeschichte des Kaninchencies.* Braunschweig, 1842.

(175) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgeschichte des Hundeeies.* Braunschweig, 1845.

(176) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens.* Giessen, 1852.

(177) Th. L. W. Bischoff. *Entwicklungsgeschklichte des Rehes.* Giessen, 1854.

(178) Th. L. W. Bischoff. Neue Beobachtungen z. Entwicklungsgesch. des Meerschweinchens (*Abh. d. bayr. Akad.* Cl. II, vol. X. 1866).

(179) Th. L. W. Bischoff. *Historisch-kritische Bemerkungen z. d. neuesten Mittheilungen üb. d. erste Entwick. d. Säugethiereier.* München, 1877.

(180) M. Coste. *Embryogénie comparée.* Paris, 1837.

(181) E. Haeckel. *Anthropogenie, Entwicklungsgeschichte des Menschen.* Leipzig, 1874. Trad. franç. *Anthropogénie*, Paris, Reinwald.

(182) V. Hensen. Beobachtungen üb. d. Befrucht. u. Entwick d. Kaninchens u. Meerschweinchens (*Zeit. f. Anat. u. Entwick.*, I, 1876).

(183) A. Kölliker. *Entwicklungsgeschichte d. Menschen u. d. höheren Thiere.* Leipzig, 1879.

(184) A. Kölliker. Die Entwick. d. Keimblatter des Kaninchens (*Zoologischer Anzeiger*, nos 61, 62, III, 1880).

(185) N. Lieberkühn. *Ueber d. Keimblätter d. Säugethiere* (*Doctor-Jubelfeier d. Herrn H. Nasse*). Marburg, 1879.

(186) N. Lieberkühn. Z. Lehre von d. Keimblatter d. Säugethiere (*Sitz. d. Gesell. z. Beford. d. gesam. Naturwiss. Marburg*, no 3, 1880).

(187) Rauber. Die erste Entwicklung d. Kaninchens (*Sitzungsber. d. naturfor. Gesell. z. Leipzig.* 1875).

(188) C. B. Reichert. Entwicklung des Meerschweinchens (*Abh. der Berl. Akad.*, 1862).

(189) E. A. Schaefer. Description of a Mammalian ovum in an early condition of development (*Proc. Roy. Soc.*, n° 168, 1876).

(190) E. A. Schaefer. A contribution to the history of development of the Guinea-pig (*Journal of Anat. and Phys.*, X, XI. 1876-1877.)

Membranes fœtales et placenta.

(191) John Anderson. *Anatomical and Zoological researches in Western Yunnan*. London, 1878.

(192) K. E. von Baer. *Untersuchungen über die Gefässverbindung zwischen Mutter und Frucht*, 1828.

(193) C. G. Carus. *Tabulæ anatomiam comparativam illustrantes*. 1831, 1840.

(194) H. C. Chapman. The placenta and generative apparatus of the Elephant (*Journ. Acad. Nat. Sc.* Philadelphia, VIII. 1880).

(195) C. Creighton. On the formation of the placenta in the Guinea-pig (*Journal of Anat. and Phys.*, XII. 1878).

(196) Ecker. *Icones Physiologicæ*. 1852-1859.

(197) G. B. Ercolani. *The utricular glands of the uterus*, etc., traduit de l'italien en anglais sous la direction de H. O. Marcy. Boston, 1880. Contient la traduction de mémoires publiés dans les *Mem. dell' Accad. d. Scienze d. Bologna*, et des observations nouvelles spéciales.

(198) G. B. Ercolani. *Nuove ricerche sulla placenta nei Pesci cartilaginosi e nei Mammiferi*. Bologna, 1880.

(199) Eschricht. *De organis quæ respirationi et nutritioni fœtus Mammalium inserviunt*. Hafniæ, 1837.

(200) A. H. Garrod and W. Turner. The gravid uterus and placenta of *Hyomoschus aquaticus* (*Proc. Zool. Soc.* London, 1878).

(201) P. Harting. *Het ei en de placenta van Halicore Dugong. Inaug. diss.* Utrecht. On the ovum and placenta of the Dugong. Abstract by Prof. Turner (*Journal of Anat. and Phys.*, XIII).

(202) Th. H. Huxley. *The Elements of comparative Anatomy*. London, 1864.

(203) A. Kölliker. Ueber die Placenta der Gattung *Tragulus* (*Verh. der Würzb. phys.-med. Gesellschaft*, Bd. X.

(204) C. D. Meigs. On the reproduction of the Opossum (*Didelphis Virginiana*) (*Amer. Phil. Soc. Trans.*, X. 1853).

(205) H. Milne-Edwards. Sur la Classification naturelle (*Ann. Sciences nat.*, 3e sér., I. 1844).

(206) Alph. Milne-Edwards. Recherches sur la famille des Chevrotains (*Ann. des Sciences nat.*, 5e sér., II. 1864).

(207) Alph. Milne-Edwards. Observations sur quelques points de l'embryologie des Lémuriens, etc. (*Ann. Sc. nat.*, 5e sér., XV. 1872).

(208) Alph. Milne Edwards. Sur la conformation du placenta chez le Tamandua (*Ann. des Sc. nat.*, XV. 1872).

(209) Alph. Milne-Edwards. Recherches sur les enveloppes fœtales du Tatou à neuf bandes (*Ann. Sc. nat.*, 6e sér., VIII. 1878).

(210) R. Owen. On the generation of Marsupial animals, with a description of the impregnated uterus of the Kangaroo (*Phil. Trans.* 1834).

(211) R. Owen. Description of the membranes of the uterine fœtus of the Kangaroo (*Mag. Nat. Hist.*, I. 1837).

(212) R. Owen. On the existence of an Allantois in a fœtal Kangaroo (*Macropus major*) (*Zool. Soc. Proc.*, V. 1837).

(213) R. Owen. Description of the fœtal membranes and placenta of the Elephant (*Phil. Trans.*, 1857).

(214) R. Owen. *On the Anatomy of Vertebrates*, III. London, 1868.

(215) G. Rolleston. Placental structure of the Tenrec, etc. *Transactions of the Zoological Society*, V. 1866.

(216) W. Turner. Observations on the structure of the human placenta (*Journal of Anat. and Phys.*, VII. 1868).

(217) W. Turner. On the placentation of the Cetacea (*Trans. Roy. Soc. Edinb.*, XXVI. 1872).

(218) W. Turner. On the placentation of Sloths (*Cholœpus Hoffmanni*) (*Trans. of Roy. Society of Edinburgh*, XXVII. 1875).

(219) W. Turner. On the placentation of Seals (*Halichœrus gryphus*) (*Trans. of R. Society of Edinburgh*, XXVII. 1875).

(220) W. Turner. On the placentation of the Cape Ant-eater (*Oryeteropus capensis*) *Journal of Anat. and Phys.*, X. 1876).

(221) W. Turner. *Lectures on the Anatomy of the Placenta*, 4e sér. Edinburgh, 1876.

(222) W. Turner. Some general observations on the placenta, with special reference to the theory of Evolution (*Journal of Anat. and Phys.*, XI. 1877).

(223) W. Turner. On the placentation of the Lemurs (*Phil. Trans.*, p. 2, CLXVI) 1877).

(224) W. Turner. On the placentation of Apes (*Phil. Trans.*, 1878).

(225) W. Turner. The cotyledonary and diffused placenta of the Mexican deer (*Cervus Americanus*) (*Journal of Anat. and Phys.*, XIII. 1879).

Embryon humain.

(226) Fried. Ahlfeld. Beschreibung eines sehr kleinen menschlichen Eies (*Archiv f. Gynækologie*, Bd XIII. 1878).

(227) Herm. Beigel und Ludwig Loewe. Beschreibung eines menschlichen Eichens aus der zweiten bis dritten Woche der Schwangerschaft (*Archiv f. Gynækologie*, Bd XII. 1877).

(228) K. Breus. Ueber ein menschliches Ei aus der zweiten Woche der Graviditat (*Wiener medicinische Wochenschrift*, 1877).

(229) M. Coste. *Histoire générale et particulière du développement des corps organisés*. 1847-59.

(230) A. Ecker. *Icones Physiologicæ*. Leipzig, 1851-1859.

(231) V. Hensen. Beitrag z. Morphologie d. Körperform u. d. Gehirns d. menschlichen Embryos (*Archiv f. Anat. u. Phys.*, 1877).

(232) W. His. *Anatomie menschlicher Embryonen*, 1re part. *Embryonen d. ersten Monats*. Leipzig, 1880.

(233) J. Kollmann. Die menschlichen Eier von 6 MM. Grösse (*Archiv f. Anat. und Phys.* 1879).

(234) W. Krause. Ueber d. Allantois d. Menschen (*Archiv f. Anat. und Phys.* 1875).

(235) W. Krause. Ueber zwei frühzeitige menschliche Embryonen (*Zeit. f. wiss. Zool.* XXXV. 1880.

(236) L. Loewe. In Sachen der Eihaute jüngster menschlicher Eier (*Archiv f. Gynækologie*, Bd XIV. 1879).

(237) C. B. Reichert. Beschreibung einer frühzeitigen menschlichen Frucht im blaschenformigen Bildungszustande (sackformiger Keim von Baer), nebst vergleichenden Untersuchungen über die bläschenförmigen Früchte der Saugethiere und des Menschen (*Abhandlungen der königl. Akad. d. Wiss. zu Berlin*, 1873).

(238) Allen Thomson. Contributions to the history of the structure of the human ovum and embryo before the third week after conception; with a description of some early ova (*Edinburgh Med. Surg. Journal*, LII. 1839).

COMPARAISON DE LA FORMATION DES FEUILLETS GERMINATIFS CHEZ LES VERTÉBRÉS

(239) F. M. Balfour. A comparison of tue early stages in the development of Vertebrates (*Quart. J. of Micr. Science*, XV. 1875).

(240) F. M. Balfour. A monograph on the development of Elasmobranch Fishes. *Londres*, 1878.

(241) F. M. Balfour. On the early development of the Lacertilia together with some observations, etc. (*Quart. Journ. of Micr. Science*, XIX. 1879.)

(242) A. Götte. *Die Entwicklungsgeschichte d. Unke*. Leipzig, 1875.
(243) W. His. Ueb. d. Bildung d. Haifischembryonen (*Zeit. f. Anat. u. Entwick.*, II. 1877). Cf. également les mémoires de His sur les Téléostéens, Nos 65 et 66.
(244) A. Kowalevsky. Entwick. d. *Amphioxus lanceolatus* (*Mém. Acad. des Sciences St-Pétersbourg*, 7e série, t. XI. 1867.)
(245) A. Kowalevsky. Weitere Studien üb. d. Entwick. d. *Amphioxus lanceolatus* (*Archiv f. mikr. Anat.*, XIII. 1877).
(246) C. Kupffer. Die Entstehung d. Allantois u. d. Gastrula d. Wirbelthiere (*Zool. Anzeiger*, II. 1879, pp. 520, 593, 612).
(247) R. Remak. *Untersuchungen üb. d. Entwicklung d. Wirbelthiere*. 1850-1858.
(248 A. Rauber. *Primitivstreifen u. Neurula d. Wirbelthiere*. Leipzig, 1877.

PHYLOGÉNIE DES CHORDATA

(249) F. M. Balfour. *A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes*. London, 1878.
(250) A. Dohrn. *Der Ursprung d. Wirbelthiere und d. Princip. d. Functionswechsel*. Leipzig, 1875.
(251) E. Hæckel. *Schöpfungsgeschichte*. Leipzig. *Voy*. aussi Trad. angl. *The History of Creation*. King and Co. London, 1876.
(252) E. Hæckel. *Anthropogenie*. Leipzig. *Voy*. aussi Trad. angl. *Anthropogeny*. Kegan Paul and Co. London, 1878.
(253) A. Koamlevsky. Entwicklungsgeschichte d. *Amphioxus lanceolatus* (*Mém. Acad. d. Sciences St-Pétersbourg*, 7e sér., XI. 1867, et *Archiv f. mikr. Anat.*, XIII. 1877).
(254) A. Kowalevsky. Weitere Stud. üb. d. Entwick. d. einfachen Ascidien (*Archiv f. mikr. Anatomie*, VII. 1871).
(255) C. Semper. Die Stammesverwandschaft d. Wirbelthiere u. Wirbellosen (*Arbeit. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, II. 1875).
(256) C. Semper. Die Verwandschaftbeziehungen d. gegliederten Thiere (*Arbeit. a d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, III. 1876-1877).

OUVRAGES GÉNÉRAUX SUR L'EMBRYOLOGIE

(257) Allen Thomson. *British Association Address*, 1877.
(258) A. Agassiz. Embryology of the Ctenophoræ (*Mem. Amer. Acad. of Arts and Sciences*, X. 1874).
(259) K. E. von Baer. *Ueb. Entwicklungsgeschichte d. Thiere*. Königsberg, 1828-1837.
(260) F. M. Balfour. A Comparison of the Early Stages in the Development of Vertebrates (*Quart. J. of Micr. Science*, XV. 1875).
(261) C. Claus. *Die Typenlehre u. E. Haeckel's sg. Gastræa-Theorie*. Wien, 1874.
(262) C. Claus. *Grundzüge d. Zoologie*. Marburg und Leipzig, 1879.
(263) A. Dohrn. *Der Ursprung d. Wirbelthiere u. d. Princip des Functionswechsels*. Leipzig, 1875.
(264) C. Gegenbaur. *Grundriss d. vergleichende Anatomie*. Leipzig, 1878. Voy. aussi Trad. angl. *Elements of Comparative Anatomy*. Macmillan et Co. 1878.
(265) A. Götte. *Entwicklungsgeschichte d. Unke*. Leipzig, 1874.
(266) E. Haeckel. *Studien z. Gastræa-Theorie*. Jena, 1877; et *Jenaische Zeitschrift*, VIII and IX. 1874-1875.
(267) E. Haeckel. *Schöpfungsgeschichte*. Leipzig. Voy. aussi trad. angl. *The History of Creation*. King et Co. London, 1878.
(268) E. Haeckel. *Anthropogenie* Leipzig. Voy. aussi trad. angl. *Anthropogeny*. *Kegan* Paul et Co. London, 1878.
(269) B. Hatschek. Studien üb. Entwicklungsgeschichte d. Anneliden (*Arbeit. a. d. zool. Instit. d. Univer. Wien*. 1878).
(270) O. and R. Hertwig. Die Actinien (*Jenaische Zeitschrift*, XIII and XIV. 1879).
(271) O. and R. Hertwig. *Die Cœlomtheorie*. Jena, 1881 (1).
(272) O. Hertwig. *Die Chætognathen*. Jena, 1880.
(273) R. Hertwig. *Ueber d. Bau d. Ctenophorem*. Jena, 1880.

(274) T. H. Huxley. *The Anatomy of Invertebrated Animals.* Churchill, 1877.

(274*) T. H. Huxley. On the Classification of the Animal Kingdom (*Quart. Journ. of Micr. Science*, XV. 1875).

(275) N. Kleinenberg. *Hydra, eine anatomische-entwicklungsgeschichte Untersuchung.* Leipzig, 1872.

(276) A. Kölliker. *Entwiklungsgeschichte d. Menschen u. d. höh. Thiere.* Leipzig, 1879.

(277) A. Kowalevsky. Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden (*Mém. Acad. Pétersbourg*, 7e sér., XVI, 1871).

(278) E. R. Lankester. On the Germinal Layers of the Embryo as the Basis of the Genealogical Classification of Animals (*Ann. and Mag. of Nat. Hist.* 1873).

(279) E. R. Lankester. Notes on Embryology and Classification (*Quat. Journ. fo Micr. Science*, XVII. 1877).

(280) E. Metschnikoff. Zur Entwicklungsgeschichte d. Kalkschwämme (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIV. 1874).

(281) E. Metschnikoff. Spongiologische Studien (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXXII. 1879).

(282) A. S. P. Packard. *Life Histories of Animals, including Man, or Outlines of Comparative Embryology.* Holt and Co., New-York, 1876.

(283) C. Rabl. Ueb. d. Entwick. d. Malermuschel (*Jenaische Zeitschrift*, X. 1876).

(284) C. Rabl. Ueb. d. Entwicklung. d. Tellerschnecke (*Planorbis*) (*Morph. Jahrbuch*, V. 1879).

(285) H. Rathke. *Abhandlungen z. Bildung und Entwicklungsgeschich. d. Menschen u. d. Thiere.* Leipzig, 1833.

(286) H. Rathke. *Ueber die Bildung u. Entwicklungs. d. Flusskrebses.* Leipzig, 1829.

(287) R. Remak. *Untersuch. üb. d. Entwick. d. Wirbelthiere.* Berlin, 1855.

(288) Salensky. Bemerkungen üb. Haeckels Gastræa-Theorie (*Archiv f. Naturgeschichte*. 874).

(289) E. Schafer. Some Teachings of Development (*Quart. Journ. of Micr. Science*, XX. 1880).

(290) C. Semper. Die Verwandtschaftbeziehungen d. gegliederten Thiere (*Arbeiten f. d. zool.-zoot. Institute Würzburg*, III. 1876-1877).

OUVRAGES GÉNÉRAUX TRAITANT DU DÉVELOPPEMENT DES ORGANES DES CHORDATA

(291) K. E. von Baer. *Ueber Entwicklungsgeschichte d. Thiere.* Königsberg, 182 - 1837.

(292) F. M. Balfour. *A Monograpn on the development of Elasmobranch Fishes.* London, 1878.

(293) Th. C. W. Bischoff. *Entwicklungsgesch. d. Säugethiere u. d. Menschen.* Leipzig, 1842.

(294) C. Gegenbaur. *Grundriss d. vergleichenden Anatomie.* Leipzig, 1878. Voy. aussi trad. angl. *Elements of Comp. Anatomy.* London, 1878.

(295) M. Foster and F. M. Balfour. *The Elements of Embryology*, 1re part. London, 1874. Trad. franç., Paris, 1877.

(296) Alex. Götte. *Entwicklungsgeschichte der Unke.* Leipzig, 1875.

(297) W. His. *Untersuch. üb. d. erste Anlage d. Wirbelthierleibes.* Leipzig, 1868.

(298) A. Kölliker. *Entwicklungsgeschichte der Menschen und der höheren Thiere*, Leipzig, 1879. Trad. franç., Paris, 1879-1882.

(299) H. Rathke. *Abhandlungen u. Bildung und Entwicklungsgeschichte der Menschen u. d. Thiere.* Leipzig, 1838.

(300) H. Rathke. *Entwicklungs. d. Natter.* Königsberg, 1839.

(301) H. Rathke. *Entwicklungs. d. Wirbelthiere.* Leipzig, 1861.

(302) R. Remak. *Untersuchungen üb. d. Entwicklung d. Wirbelthiere.* Berlin, 1850-1855.

(303) S. L. Schenk. *Lehrbuch der vergleich. Embryologie d. Wirbelthiere.* Wien 1874.

ÉPIDERME ET SES DÉRIVÉS

Généralités.

(304) T. H. Huxley. Tegumentary organs. Todd's *Cyclopædia of Anat. and Physiol.*
(305) P. Z. Unna. Histol. u. Entwick. d. Oberhaut (*Archiv f. mikr. Anat.*, XV. 1876).
Voy. aussi Kölliker (N° 298).

Écailles des Poissons.

(306) O. Hertwig. Ueber Bau u. Entwicklung der Placoidschuppen u. der Zähne d. Selachier (*Jenaische Zeitschrift*, VIII. 1874).
(307) O. Hertwig. Ueber Hautskelet d. Fische (*Morph. Jahrbuch*, II. 1876) (Siluroiden u. Acipenseridæ).
(308) O. Hertwig. Ueber d. Hautskelet d. Fische (*Lepidosteus* u. *Polypterus*). *Morph. Jahrbuch.*, V. 1879.

Plumes.

(309) Th. Studer. *Die Entwick. d. Federn.* Inaug. Diss. Bern, 1873.
(310 Th. Studer. Beiträge z. Entwick. d. Feder (*Zeit. für wiss. Zool.*, XXX. 1878).

Glandes sudoripares.

(311) M. S. Ranvier. Sur la structure des glandes sudoripares. *Comptes rendus*, 29 déc. 1879.

Glandes mammaires.

(312) C. Creighton. On the devel. of the Mamma and the Mammary function (*Journ. of Anat. and Phys.*, XI. 1877).
(313) C. Gegenbaur. Bemerkungen über die Milchdrüsen-Papillen der Säugethiere (*Jenaische Zeit.*, VII. 1873).
(314) M. Huss. Beitr. z. Entwick. d. Milchdrüsen bei Menschen u. bei Wiederkäuern (*Jenaische Zeit.*, VII. 1873).
(315) C. Langer. Ueber d. Bau u. d. Entwicklung d. Milchdrüsen (*Denk. d. k. Akad. Wiss.* III. 1851).

LE SYSTÈME NERVEUX

Développement du système nerveux.

(316) F. M. Balfour. Address to the Department of Anat. and Physiol. of the British Association. 1880.
(317) C. Claus. Studien üb. Polypen u. Quallen der Adria. I. Acalephen. Discomedusen (*Denk. d. math.-naturwiss. Classe der k. Akad. Wiss. Wien*, XXXVIII. 1877).
(318) T. Eimer (*Zoologische Studien aus Capri. I. Ueber Beroë ovatus. Ein Beitrag z. Anat. d. Rippenquallen.* Leipzig, 1873).
(319) V. Hensen. Zur Entwicklung d. Nervensystems (*Virchow's Archiv*, XXX. 1864).
(320) O. and R. Hertwig. *Das Nervensystem u. d. Sinnesorgane d. Medusen.* Leipzig, 1878.
(321) O. and R. Hertwig. Die Actinien anat. u. histol. mit besond. Berücksichtigung d. Nervenmuskelsystem untersucht (*Jenaische Zeitschrift*, XIII. 1879).
(322) R. Hertwig. Ueb. d. Bau d. Ctenophoren (*Jenaische Zeitschrift*, XIV. 1880).
(323) A. W. Hubrecht. The Peripheral nervous System in Palæo-and Schizonemertini, one of the layers of the body-wall (*Quart. Journ. of micr. Science*, XX. 1880).
(324) N. Kleinenberg. *Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung.* Leipzig, 1872.
(325) A. Kowalevsky. Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden (*Mém. Acad. Pétersbourg*, 7e sér., XVI. 1871).

(326) E. A. Schaeffer. Observations on the nervous system of Aurelia aurita (*Phil. Trans* 1878).

Système nerveux des Invertébrés.

(327) F. M. Balfour. Notes on the development of the Araneina (*Quart. J. of Micr. Science*, XX. 1880).

(328) B. Hatscheck. Beitr. z. Entwicklung d. Lepidopteren (*Jenaische Zeitschrift*, XI. 1877).

(329) N. Kleinenberg. The development of the Earthworm, *Lumbricus Trapezoides* (*Quart. J. of Micr. Science*, XIX. 1879).

(330) A. Kowalevsky. Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden (*Mém. Acad. Pétersbourg*, 8e sér., XVI. 1871).

(331) H. Reichenbach. Die Embryonalanlage u. erste Entwick. d. Flusskrebses (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIX. 1877).

Système nerveux central des Vertébrés.

(332) C. J. Carus. *Versuch einer Darstellung d. Nervensystems, etc.* Leipzig, 1814.

(333) J. L. Clark. Researches on the development of the spinal cord in Man, Mammalia and Birds (*Phil. Trans.*, 1862).

(334) E. Dursy. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hirnanhanges (*Centralblatt f. d. med. Wissenschaften*. 1868, n° 8).

(335) E. Dursy. *Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere*. Tübingen, 1869.

(336) A. Ecker. Zur Entwicklungsgeschichte der Furchen und Windungen der Grosshirn-Hemisphären im Fœtus des Menschen (*Archiv f. Anthropologie*, v. Ecke und Lindenschmidt, III. 1868.)

(337) E. Ehlers. Die Epiphyse am Gehirn d. Plagiostomen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX, suppl. 1878).

(338) P. Flechsig. *Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen*. Leipzig, 1876.

(339) V. Hensen. Zur Entwicklung des Nervensystems (*Virchow's Archiv*, XXX. 1864).

(340) L. Löwe. Beiträge z. Anat. u. z. Entwick. d. Nervensystems d. Säugethiere u. d. Menschen. Berlin, 1880.

(341) L. Löwe. Beiträge z. vergleich. Morphogenesis d. centralen Nervensystem d. Wirbelthiere (*Mittheil. a. d. embryol. Instit. Wien*, II. 1880).

(342) A. M. Marshall. The Morphology of the Vertebrate olfactory organ (*Quart. Journ. of Micr. Science*, XIX. 1879).

(343) V. v. Mihalkovics. *Entwicklungsgeschichte d. Gehirns*. Leipzig, 877.

(344) W. Müller. Ueber Entwicklung und Bau der Hypophysis und des Processus infundibuli cerebri (*Jenaische Zeitschrift*, VI. 1871).

(345) H. Rahl-Rückhard. Die gegenseitigen Verhältniss d. Chorda, Hypophysis, etc. bei Haifischembryonen, nebst Bemerkungen üb. d. Deutung d. einzelnen Theile d. Fischgehirns (*Morphol. Jahrbuch*, VI. 1880).

(346) H. Rathke. Ueber die Entstehung der glandula pituitaria (*Müller's Archiv f. Anat. und Physiol.*, V. 1838).

(347) C. B. Reichert. *Der Bau des menschlichen Gehirns*. Leipzig, 1859 u. 1861.

(348) F. Schmidt. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Gehirns (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, XI. 1862).

(349) G. Schwalbe. Beitrage z. Entwick. d. Zwischenhirns (*Sitz. d. Jenaischen Gesell. f. Med. u. Naturwiss.* 23 jan., 1880).

(350) Fried. Tiedemann. *Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns im Fœtus des Menschen*. Nürnberg, 1816.

Système nerveux périphérique des Vertébrés.

(351) F. M. Balfour. On the development of the spinal nerves in Elasmobranch Fishes (*Philosophical Transactions*, vol. CLXVI. 1876 ; Voy. aussi, *A monograph on the development of Elasmobranch Fishes*. London, 1878, pp. 191,-216.

(352) W. His. Ueb. d. Anfänge d. peripherischen Nervensystem. *Archiv f. Anat. u. Physiol.*, 1879.

(353) A. M. Marshall. On the early stages of development of the nerves in Birds. *Journal of Anat. and Phys.*, vol. XI, 1877.

(354) A. M. Marshall. The development of the cranial nerves in the Chick. *Quart. J. of Micr. Science*, vol. XVIII. 1878.

(355) A. M. Marshall. The morphology of the vertebrate olfactory organ. *Quart. J. of Micr. Science*, vol. XIX. 1879.

(356) A. M. Marshall. On the head-cavities and associated nerves in Elasmobranchs. *Quart. J. of Micr. Science*, vol. XXI, 1881.

(357) G. Schwalbe. Das Ganglion oculomotorii. *Jenaische Zeitschrift*, vol. XIII. 1879.

Système nerveux grand sympathique.

(360) F. M. Balfour. *Monograph on the development of Elasmobranch Fishes.* London, 1878, p. 173.

(361) S. L. Schenk and W. R. Birdsell. Ueb. d. Lehre von d. Entwicklung d. Ganglien d. Sympatheticus. *Mittheil. a. d. embryologischen Instit. Wien.* Heft III. 1879.

L'ŒIL

Œil des Mollusques.

(362) N. Bobretsky. Observations on the development of the Cephalopoda (en russe). (*Nachrichten d. kaiserlichen Gesell. d. Freunde der Naturwiss. Anthropolog. Ethnogr. bei d. Universität Moskau*).

(363) H. Grenacher. Zur Entwicklungsgeschichte d. Cephalopoden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd XXIV. 1874).

(364) V. Hensen. Ueber d. Auge einiger Cephalopoden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, vol. XV. 1865).

(365) E. L. Lankester. Observations on the development of the Cephalopoda (*Quart. J. of Micr. Science*, vol. XV. 1875).

(366 C. Semper. *Ueber Sehorgane von Typus d. Wirbelthieraugen.* Wiesbaden, 1877.

Œil des Arthropodes.

(367) N. Bobretzky. *Development of Astacus and Palaemon.* Kiew. 1873.

(368) A. Dohrn. Untersuchungeu üb. Bau u. Entwicklung d. Arthropoden. *Palinurus* und *Scyllarus* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. XX. 1870, p. 264 et suivantes).

(369) E. Claparède. Morphologie d. zusammengesetzten Auges bei den Arthropoden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd X. 1860).

(370) H. Grenacher. *Untersuchungen üb. d. Sehorgane d. Arthropoden.* Göttingen, 1879.

Œil des Vertébrés.

(371) J. Arnold. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges*, Heidelberg, 1874.

(372) Babuchin. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges (*Würzburger naturwissenschaftliche Zeitschrift*, Bd VIII).

(373) L. Kessler. *Zur Entwicklung d. Auges d. Wirbelthiere.* Leipzig, 1877.

(374) N. Lieberkühn. *Ueber das Auge des Wirbelthierembryo.* Cassel, 1872.

(375) N. Lieberkühn. Beiträge z. Anat. d. embryonalen Auges (*Archiv f. Anat. und Phys.*, 1879).

(376) L. Löwe. Beiträge zur Anatomie des Auges, et Die Histogenese der Retina (*Archiv f. mikr. Anat.*, vol. XV. 1878).

(377) V. Mihalkovics. Untersuchungen über den Kamm des Vogelauges (*Archiv f. mikr. Anat.*, vol. IX. 1873).

(378) W. Mueller. Ueber die Stammesentwickelung des Sehorgans der Wirbelthiere (*Festgabe Carl Ludwig.* Leipzig, 1874).

(379) S. L. Schenk. Zur Entwickelungsgeschichte des Auges der Fische (*Wiener Sitzungsberichte*, Bd. LV, 1867).

Organes accessoires de l'œil des Vertébrés.

(380) G. Born. Die Nasenhöhlen u. d. Thränennasengang d. Amphibien (*Morphologisches Jahrbuch*, Bd II. 1876).

(381) G. Born. Die Nasenhöhlen u. d. Thränennasengang d. amnioten Wirbelthiere, I. Lacertilia, II. Aves (*Morphologisches Jahrbuch*, Bd V. 1879).

Œil des Tuniciers.

(382) A. Kowalevski. Weitere Studien üb. d. Entwicklung. d. einfachen Ascidien (*Archiv f. mikr. Anat.*, vol. VII, 1871).

(383) C. Kupffer. Zur Entwicklung d. einfachen Ascidien (*Archiv f. mikr. Anat.*, vol. VII, 1872).

ORGANES AUDITIFS

Organes auditifs des Invertébrés.

(384) V. Hensen. Studien üb. d. Gehörorgan d. Decapoden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIII 1863).

(385) O. and R. Hertwig. *Das Nervensystem u. d. Sinnesorgane d. Medusen.* Leipzig, 1878.

Vertébrés.

(386) A. Boettcher. Bau u. Entwicklung d. Schnecke (*Denkschriften d. kaiserl. Leop. Carol. Akad. d. Wissenschaft.*, XXXV).

(387) C. Hasse. *Die vergleich. Morphologie u. Histologie d. häutigen Gehörorgane d. Wirbelthiere.* Leipzig, 1873.

(388) E. Hensen. Zur Morphologie d. Schnecke (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIII. 1863).

(389) E. Huschke. Ueb. d. erste Bildungsgeschichte d. Auges u. Ohres beim bebrüteten Küchlein (*Isis von Oken.* 1831, et *Meckel's Archiv*, VI).

(390) Reissner. *De Auris internæ formatione* (*Inaug. Diss.* Dorpat, 1851).

Organes accessoires de l'oreille des Vertébrés.

(391) David Hunt. A comparative sketch of the development of the ear and eye in the Pig (*Transactions of the international otological Congress*, 1876).

(392) W. Moldenhauer. Zur Entwick. d. mittleren u. ausseren Ohres (*Morphol. Jahrbuch*, III. 1877).

(393) V. Urbantschitsch. Ueb. d. erste Anlage d. Mittelohres u. d. Trommelfelles (*Mittheil. a. d. embryol. Instit. Wien*, I. 1887).

ORGANE DE L'OLFACTION

(394) G. Born. Die Nasenhohlen u. d. Thranennasengang d. amnioten Wirbelthiere, 1re et 2e part. (*Morphologisches Jahrbuch*, V. 1879).

(395) A. Kölliker. Ueber die Jacobson'schen Organe des Menschen. *Festschrift . Rienecker.* 1877.

(396) A. M. Marshall. Morphology of the Vertebrate Olfactory Organ (*Quart. Journ. of micr. Science*, XIX. 1879).

ORGANES SENSORIELS DE LA LIGNE LATÉRALE

(397) F. M. Balfour. *A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes*, pp. 141-146. London, 1878.

(398) H. Eisig. Die Segmentalorgane d. Capitelliden (*Mittheil. a. d. zool. Station zu Neapel*, I. 1879).

(399) A. Götte. *Entwicklungsgeschichte d. Unke.* Leipzig, 1875.

(400) Fr. Leydig. *Lehrbuch d. Histologie des Menschen u. d. Thiere.* Hamm. 1857.

(401) Fr. Leydig. *Neue Beiträge z. anat. Kenntniss d. Hautdecke u. Hautsinnesorgane d. Fische.* Halle, 1879.

(402) F. E. Schulze. Ueb. d. Sinnesorgane d. Seitenlinie bei Fischen und Amphibien (*Archiv f. mikr. Anat.*, VI. 1870).

(403) C. Semper. Das Urogenitalsystem d. Selachier (*Arbeit. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, II).

(404) B. Solger. Neue Untersuchungen zur Anat. d. Seitenorgane d. Fische (*Archiv f. mikr. Anat.*, XVII et XVIII. 1879 et 1880).

ORIGINE DU SQUELETTE

(405) C. Gegenbaur. Ueb. primäre u. secundäre Knochenbildung mit besonderer Beziehung auf d. Lehre von dem Primordialcranium (*Jenaische Zeitschrift*, III. 1867).

(406) O. Hertwig. Ueber Bau u. Entwicklung d. Placoidschuppen u. d. Zähne d. Selachier (*Jenaische Zeitschrift*, VIII. 1874).

(407) O. Hertwig. Ueb. d. Zahnsystem d. Amphibien u. seine Bedeutung f. d. Genese d. Skelets d. Mundhöhle (*Archiv f. mikr. Anat.*, XI. Supplementheft, 1874).

(408) O. Hertwig. Ueber d. Hautskelet d. Fische (*Morphol. Jahrbuch*, II, 1876. Siluroiden u. Acipenseriden).

(409) O. Hertwig. Ueber d. Hautskelet d. Fische (*Lepidosteus* u. *Polypterus*) (*Morph. Jahrbuch*, V. 1879).

(410) A. Kölliker. Allgemeine Betrachtungen üb. die Entstehung d. knöchernen Schadels d. Wirbelthiere (*Berichte v. d. königl. zoot. Anstalt z. Würzburg*, 1849).

(411) Fr. Leydig. Histologische Bemerkungen üb. d. Polypterus bichir. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, V. 1858).

(412) H. Müller. Ueber d. Entwick. d. Knochensubstanz nebst Bemerkungen, etc. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, IX. 1859).

(413) Williamson. On the structure and development of the Scales and Bones of Fishes (*Phil. Trans.* 1851).

(414) Vrolik. Studien üb. d. Verknöcherung u. die Knochen d. Schädels d. Teleostier (*Niederländisches Archiv f. Zoologie*, I).

NOTOCHORDE ET COLONNE VERTÉBRALE

(415) Cartier. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule (*Zeitschrift für wiss. Zool.*, XXV. Suppl. 1875).

(416) C. Gegenbaur. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule der Amphibien und Reptilien.* Leipzig, 1862.

(417) C. Gegenbaur. Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleichend anatomischen Bemerkungen (*Jenaische Zeitschrift*, III. 1863).

(418) C. Gegenbaur. Ueb. d. Skeletgewebe d. Cyclostomen (*Jenaische Zeitschrift*, V, 1870).

(419) Al. Götte. Beiträge zur vergleich. Morphol. des Skeletsystems d. Wirbelthiere, II. Die Wirbelsäule u. ihre Anhänge (*Archiv f. mikr. Anat.*, XV. 1878) (Cyclostomen, Ganoiden, Plagiostomen, Chimaera), et XVI. 1879 (Teleostier).

(420) Hasse und Schwarck. Studien zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule u. s. w. Hasse, *Anatomische Studien*, 1872.

(421) C. Hasse. *Das natürliche System d. Elasmobranchier auf Grundlage d. Bau u. d. Entwick. ihrer Wirbelsäule.* Jena, 1879.

(422) A. Kölliker. Ueber die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderen Fische (*Verhandlungen der physical. medicin Gesellschaft in Würzburg*, X).

(423) A. Kölliker. Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier insbesondere über die Wirbel der Lamnoidei (*Abhandlungen der senkenbergischen naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt*, V).

(424) H. Leboucq. Recherches sur le mode de disparition de la corde dorsale chez les vertébrés supérieurs (*Archives de Biologie*, I. 1880).

(425) Fr. Leydig, *Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien.* Berlin, 1853.

(426) Aug. Müller. Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsaule (*Muller's Archiv.* 1853).

(427) J. Müller. Vergleichende Anatomie der Myxinoiden u. der Cyklostomen mit durchbohrtem Gaumen, I. Osteologie und Myologie (*Abhandlungen der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin.* 1834).

(428) W. Müller. Beobachtungen des pathologischen Instituts zu Jena, I. Ueber den Bau der Chorda dorsalis (*Jenaische Zeitschrift*, VI. 1871).

(429) A. Schneider. *Beiträge z. vergleich. Anat. u. Entwick. d. Wirbelthiere.* Berlin. 1879.

COTES ET STERNUM

(430) C. Claus. Beitrage z. vergleich. Osteol. d. Vertebraten. I. Rippen u unteres Bogensystem (*Sitz. d. kaiserl. Akad. Wiss. Wien*, LXXIV. 1876).

(431) A. E. Fick. Zur Entwicklungsgeschichte d. Rippen und Querfortsatze (*Archiv f. Anat. und Physiol.* 1879).

(432) C. Gegenbaur. Zur Entwick. d. Wirbelsaule des Lepidosteus mit vergleich. anat. Bemerk. (*Jenaische Zeit.*, III. 1867).

(433) A. Gotte. Beiträge z. vergleich. Morphol. d. Skeletsystems d. Wirbelthiere Brustbein u. Schultergürtel (*Archiv f. mikr. Anat.*, XIV. 1877).

(434) C. Hasse u. G. Born. Bemerkungen üb. d. Morphologie d. Rippen (*Zoologischer Anzeiger.* 1879).

(435) C. K. Hoffmann. Beitrage z. vergl. Anat. d. Wirbelthiere (*Niederländ. Archiv Zool.*, IV. 1878).

(436) W. K. Parker. A monograph on the structure and development of the shoulder-girdle and sternum. *Ray Soc.* 1867.

(437) H. Rathke. *Ueb. d Bau u. d. Entwicklung d. Brustbeins d. Saurier.* 1853.

(438) G. Ruge. Untersuch. üb. Entwick. am Brustbeine d. Menschen (*Morphol. Jahrbuch.*, VI. 1880).

LE CRANE

(439) A. Dugès. Recherches sur l'Ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges. Paris, *Mém. savants étrang.* 1835, et *Ann. Sc. nat.*, I, 1834.

(440) C. Gegenbaur. *Untersuchungen z. vergleich. Anat. d. Wirbelthiere*, III. Heft. *Das Kopfskelet d. Selachier.* Leipzig, 1872.

(441) Günther. *Beob. üb. die Entwick. d. Gehörorgans.* Leipzig, 1842.

(442) O. Hertwig. Ueb. d. Zahnsystem d. Amphibien u. seine Bedeutung f. d. Genese d. Skelets d. Mundhöhle (*Archiv f. mikr. Anat.* XI, 1874, suppl.).

(443) T. H. Huxley. On the theory of the vertebrate skull. (*Proc. Royal Soc.* IX, 1858).

(444) T. H. Huxley. *The Elements of Comparative Anatomy.* London, 1869.

(445) T. H. Huxley. On the Malleus and Incus (*Proc. Zool. Soc.* 1869).

(446) T. H. Huxley. On Ceratodus Forsteri (*Proc. Zool. Soc.* 1876).

(447) T. H. Huxley. The nature of the craniofacial apparatus of Petromyzon (*Journ. of Anat. and Phys.*, X, 1876).

(448) T. H. Huxley. *The Anatomy of Vertebrated Animals.* London, 1871.

(449) W. K. Parker. On the structure and development of the skull of the Common Fowl (*Gallus Domesticus*) (*Phil. Trans.*, 1869).

(450) W. K. Parker. On the structure and development on the skull of the Common Frog (*Rana Temporaria*) (*Phil. Trans.* 1871).

(451) W. K. Parker. On the structure and development of the skull in the Salmon (*Salmo salar*). Bakerian Lecture (*Phil. Trans.* 1873).

(452) W. K. Parker. On the structure and development of the skull in the Pig (*Sus scrofa*) (*Phil. Trans.* 1874).

(453) W. K. Parker. On the structure and development of the skull in the Batrachia. Part II (*Phil. Trans.* 1876).

(454) W. K. Parker. On the structure and development of the skull in the Urodelous Amphibia. Part III (*Phil. Trans.* 1877).

(455) W. K. Parker. On the structure and development of the skull in the Common Snake (*Tropidonotus natrix*) (*Phil. Trans.* 1878).

(456) W. K. Parker. On the structure and development of the skull in Sharks and Skates (*Trans. Zoolog. Soc.* 1878, X, pt. IV).

(457) W. K. Parker. On the structure and development of the skull in the Lacertilia. Pt. I, *Lacerta agilis*, *L. viridis* and *Zootoca vivipara* (*Phil. Trans.* 1879).

(458) W. K. Parker. The development of the Green Turtle (*The Zoology of the Voyage of H. M. S. Challenger.* I, pt. V).

(459) W. K. Parker. The structure and development of the skull in the Batrachia. Pt. III (*Phil. Trans.* 1880).

(460) W. K. Parker et G. T. Bettany. *The Morphology of the Skull.* London, 1877.

(460*) H. Rathke. *Entwick. d. Natter.* Königsberg, 1839.

(461) C. B. Reichert. Ueber die Visceralbogen d. Wirbelthiere (*Müller's Archiv.* 1837)

(462) W. Salensky. Beiträge z. Entwick. d. knorpeligen Gehörknöchelchen (*Morphol. Jahrbuch*, VI, 1880).

Voyez aussi Kölliker (n° 298), particulièrement en ce qui concerne le crâne de l'Homme et des Mammifères, et Götte (n° 296).

LA CEINTURE THORACIQUE

(463) Bruch. Ueber die Entwicklung der Clavicula und die Farbe des Blutes (*Zeit. f. wiss. Zool.*, IV. 1853).

(464) A. Dugès. Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges (*Mémoires des savants étrang. Académie royale des sciences de l'Institut de France*, VI, 1835).

(465) C. Gegenbaur. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere*, 2 Heft. *Schultergürtel der Wirbelthiere. Brustflosse der Fische.* Leipzig, 1865.

(466) A. Götte. Beiträge z. vergleich. Morphol. d. Skeletsystems d. Wirbelthiere : Brustbein u. Schultergürtel (*Archiv f. mikr. Anat.*, XIV. 1877).

(467) C. K. Hoffmann. Beiträge z. vergleichenden Anatomie d. Wirbelthiere. *Niederländisches Archiv f. Zool.*, V. 1879.

(468) W. K. Parker. A Monograph on the Structure and Development of the Shoulder-girdle and Sternum in the Vertebrata. *Ray Society*, 1868.

(469) H. Rathke. *Ueber die Entwicklung der Schildkröten.* Braunschweig, 1848.

(470) H. Rathke. *Ueber den Bau und die Entwicklung des Brustbeins der Saurier.* 1853.

(471) A. Sabatier. *Comparaison des ceintures et des membres antérieurs et postérieurs dans la Série des Vertébrés.* Montpellier, 1880.

(472) Georg 'Swirski. *Untersuch. üb. d. Entwick. d. Schultergürtels u. d. Skelets d. Brustflosse d. Hechts.* Inaug. Diss. Dorpat, 1880.

LA CEINTURE PELVIENNE

(473) A. Bunge. *Untersuch. z. Entwick. d. Beckengürtels d. Amphibien, Reptilien u. Vögel. Inaug. Diss.* Dorpat, 1880.

(474) C. Gegenbaur. Ueber d. Ausschluss des Schambeins von d. Pfanne d. Hüftgelenkes (*Morph. Jahrbuch*, II. 1876).

(475) Th. H. Huxley The characters of the Pelvis in Mammalia, etc. (*Proc. of Roy. Soc.*, XXVIII. 1879).

(476) A. Sabatier. *Comparaison des ceintures et des membres antérieurs et postérieurs dans la Série des Vertébrés.* Montpellier, 1880.

SQUELETTE DES MEMBRES

(477) M. v. Davidoff. Beiträge z. vergleich. Anat. d. hinteren Gliedmaassen d. Fische. I (*Morphol. Jahrbuch*, V. 1879).

(478) C. Gegenbaur. *Untersuchungen z. vergleich. Anat. d. Wirbelthiere.* Leipzig, 1864-5. Erstes Heft. Carpus u. Tarsus. Zweites Heft. Brustflosse d. Fische.

(479) C. Gegenbaur. Ueb. d. Skelet d. Gliedmaassen d. Wirbelthiere im Allgemeinen u. d. Hintergliedmaassen d. Selachier insbesondere (*Jenaische Zeitschrift*, V. 1870).

(480) C. Gegenbaur. Ueb. d Archipterygium (*Jenaische Zeitschrift*, VII. 1873).

(481) C. Gegenbaur. Zur Morphologie d. Gliedmaassen d. Wirbelthiere (*Morphologisches Jahrbuch*, II. 1876).

(482) A. Götte. *Ueb. Entwick. u. Regeneration d. Gliedmaassenskelets d. Molche.* Leipzig, 1879.

(483) T. H. Huxley. On Ceratodus Forsteri, with some observations on the classification of Fishes (*Proc. Zool. Soc.* 1876).

(484) George Mivart. On the Fins of Elasmobranchii (*Zoological Trans.*, X).

(485) A. Rosenberg. Ueb. d. Entwick. d. Extremitaten-Skelets bei einigen durch Reduction ihrer Gliedmaassen charakterisirten Wirbelthiere (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIII. 1873).

(486) E. Rosenberg. Ueb. d. Entwick. d. Wirbelsäule u. d. centrale carpi d. Menschen (*Morphologisches Jahrbuch*, I. 1875).

(487) H. Strasser. Zur Entwick. d. Extremitatenknorpel bei Salamandern u. Tritonen (*Morphologisches Jahrbuch*, V. 1879).

(488) St. G. Swirski. *Untersuch. üb. d. Entwick. d. Schultergürtels u. d. Skelets d. Brustflosse d. Hechts.* Inaug. Diss. Dorpat, 1880.

(489) J. K. Thacker. Median and paired fins. A contribution to the history of the Vertebrate limbs (*Trans. of the Connecticut Acad.*, III. 1877).

(490) J. K. Thacker. Ventral fins of Ganoids (*Trans. of the Connecticut Acad.*, IV, 1877).

CAVITÉS PLEURALES ET CAVITÉ PÉRICARDIQUE

(491) M. Cadiat. Du développement de la partie céphalothoracique de l'embryon, de la formation du diaphragme, des pleures, du péricarde, du pharynx et de l'œsophage (*Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, XIV. 1878).

SYSTÈME VASCULAIRE

Le cœur.

(492) A. C. Bernays. Entwicklungsgeschichte d. Atrioventricularklappen (*Morphol. Jahrbuch*, II. 1876).

(493) E. Gasser. Ueber d. Entstehung d. Herzens beim Hühn (*Archiv f. mikr. Anat.*, XIV).

(494) A. Thomson. On the development of the vascular system of the fœtus of Vertebrated Animals (*Edinb. New Phil. Journal*, IX. 1830 et 1831).

(495) M. Tonge. Observations on the development of the semilunar valves of the aorta and pulmonary artery of the heart of the Chick (*Phil. Trans.*, CLIX. 1869).

Voyez aussi Von Baer (291), Rathke (300), Hensen (182), Kölliker (298), Götte (296), et Balfour (292).

Le système artériel.

(496) H. Rathke. Ueb. d. Entwick. d. Arterien welche bei d. Saugethiere von d. Bogen d. Aorta ausgehen. Müller's *Archiv*, 1843.

(497) H. Rathke. Untersuchungen üb. d. Aortenwurzeln d. Saurier (*Denkschriften d. k. Akad. Wien*, XIII. 1857).

Voyez aussi His (No. 232) et les ouvrages généraux sur l'embryologie des Vertébrés.

Le système veineux.

(498) J. Marshall. On the development of the great anterior veins (*Phil. Trans.* 1859).

(499) H. Rathke. Ueb. d. Bildung d. Pfortader u. d. Lebervenen b. Säugethieren (*Meckel's Archiv*, 1830).

(500) H. Rathke. Ueb. d. Bau u. d. Entwick. d. Venensystems d. Wirbelthiere (*Bericht. üb. d. naturh. Seminar. d. Univ. Königsberg*, 1838).

Voyez aussi Von Baer (No. 291), Götte (No. 296), Kölliker (No. 298), et Rathke Nos. 299, 300, et 301).

LA RATE

(501) W. Müller. The Spleen (*Stricker's Histology*).

(502) Peremeschko. Ueb. d. Entwick. d. Milz. (*Sitz. d. Wien. Akad. Wiss.*, LVI. 1867).

LES CAPSULES SURRÉNALES

(503) M. Braun. Bau u. Entwick. d. Nebennieren bei Reptilien (*Arbeit. a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, V. 1879.

(504) A. v. Brunn. Ein Beiträg z. Kenntniss d. feinern Baues u. d. Entwick. d. Nebennieren (*Arch. f. mikr. Anat.*, VIII. 1872).

(505) Fr. Leydig. *Untersuch. üb. Fische u. Reptilien.* Berlin, 1853.

(506) Fr. Leydig. *Rochen u. Haie.* Leipzig, 1852.

Voyez aussi F. M. Balfour (No. 292), Kölliker (No. 298), Remak No. 302), etc.

LE SYSTÈME MUSCULAIRE DES VERTÉBRÉS

(507) G. M. Humphry. Muscles in Vertebrate Animals (*Journ. of Anat. and Phys.*, VI. 1872).

(508) J. Müller. Vergleichende Anatomie d. Myxinoiden. Part I. Osteologie u. Myologie (*Akad. Wiss.* Berlin, 1834).

(509) A. M. Marshall. On the head cavities and associated nerves of Elasmobranchs (*Quart. J. of Micr. Science*, XXI. 1881).

(510) A. Schneider. Anat. u. Entwick. d. Muskelsystems d. Wirbelthiere (*Sitz. d. Oberhessischen Gesellschaft.* 1873).

(511) A. Schneider. *Beiträge z. vergleich. Anat. u. Entwick. d. Wirbelthiere*, Berlin, 1879.

Voyez aussi Götte (No. 296), Kölliker (No. 298), Balfour (No. 292), Huxley, etc.

ORGANES EXCRÉTEURS

Invertébrés.

(512) H. Eisig. Die Segmentalorgane d. Capitelliden (*Mitth. a. d. zool. Stat. et Neapel*, I. 1879).

(513) J. Fraipont. Recherches sur l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestoïdes (*Archives de biologie*, I. 1880).

(514) B. Hatschek. Studien üb. Entwick d. Anneliden (*Arbeit. a. d. zool. Institut. Wien*, I. 1878).

(515) B. Hatschek. Ueber Entwick. von Echiurus, etc. (*Arbeit. a. d. zool. Instit. Wien*, III. 1880).

Vertébrés.

Généralités.

(516) F. M. Balfour. On the origin and history of the urinogenital organs of Vertebrates (*Journal of Anat. and Phys.*, X. 1876).

(517) Max. Fürbringer (1). Zur vergleichenden Anat. u. Entwick. d. Excretionsorgane d. Vertebraten (*Morphol. Jahrbuch*, IV. 1878).

(518) H. Meckel. *Zur Morphol. d. Harn- u. Geschlechtswerkz. d. Wirbelthiere*, etc. Halle, 1848).

(519) Joh. Müller. *Bildungsgeschichte d. Genitalien*, etc. Düsseldorf, 1830.

520 H. Rathke. Beobachtungen u. Betrachtungen ü. d. Entwicklung d. Geschlechtswerkzeuge bei den Wirbelthieren (*N. Schriften d. naturf. Gesell. in Dantzig*, Bd I. 1825).

(521) C. Semper (1). Das Urogenitalsystem d. Plagiostomen u. seine Bedeutung f. d. übrigen Wirbelthiere. (*Arb. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, II. 1875.)

522 W. Waldeyer (1). *Eierstock u. Ei.* Leipzig, 1870.

Elasmobranches.

523 A. Schultz. Zur Entwick. d. Selachiereies (*Archiv f. mikr. Anat.*, XI. 1875).
Voyez aussi Semper (No. 521) et Balfour (No 292).

Cyclostomes.

(524) J. Müller. Untersuchungen ü. d. Eingeweide d. Fische (*Abh. d. k. Ak. Wiss.* Berlin, 1845).

525 W. Müller. Ueber d. Persistenz d. Urniere b. Myxine glutinosa (*Jenaische Zeitschrift*, VII. 1873).

526 W. Müller. Ueber d. Urogenitalsystem d. Amphioxus u. d. Cyclostomen (*Jenaische Zeitschrift*, IX. 1875).

(527) A. Schneider. *Beiträge z. vergleich. Anat. u. Entwick. d. Wirbelthiere.* Berlin, 1879.

528 W. B. Scott. Beiträge z. Entwick. d. Petromyzonten (*Morphol. Jahrbuch*, VII, 1881.

Téléostéens.

529 J. Hyrtl. Das uropoetische System d. Knochenfische (*Denkschr. d. Akadk. k. Wiss. Wien*, II. 1860.

(530) A. Rosenberg. *Untersuchungen üb. die Entwicklung d. Teleostierniere.* Dorpat. 1867.

Voyez aussi Oellacher (No 72).

Amphibiens.

531 F. H. Bidder. *Vergleichend-anatomische u. histologische Untersuchungen ü. die männlichen Geschlechts- und Harnwerkzeuge d. nackten Amphibien.* Dorpat, 1846.

532 C. L. Duvernoy. Fragments sur les Organes génito-urinaires des Reptiles, etc. (*Mém. Acad. Sciences.* Paris, XI. 1851, pp. 17-95).

(533) M. Fürbringer. *Zur Entwickelung d. Amphibienniere.* Heidelberg, 1877.

(534) F. Leydig. *Anatomie d. Amphibien u. Reptilien.* Berlin, 1853.

(535) F. Leydig. *Lehrbuch d. Histologie.* Hamm, 1857.

(536) F. Meyer. Anat. d. Urogenitalsystems d. Selachier u. Amphibien (*Sitz. d. naturfor. Gesellsch.* Leipzig, 1875).

(537) J. W. Spengel. Das Urogenitalsystem d. Amphibien (*Arb. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, III. 1876).

538 Von Wittich. Harn- u. Geschlechtswerkzeuge d. Amphibien (*Zeit. f. wiss. Zool.*, IV).

Voyez aussi Götte (No 296).

Amniotes.

(539) F. M. Balfour and A. Sedgwick. On the existence of a head-kidney in the embryo Chick, etc. (*Quart J. of micr. Science*, XIX. 1878).

1 On trouvera dans les mémoires de Fürbringer, de Semper et de Waldeyer, des indications bibliographiques complètes sur les organes excréteurs des Vertébrés.

(540) Banks. *On the Wolffian bodies of the fœtus and their remains in the adult.* Edinburgh, 1864.

(541) Th. Bornhaupt. *Untersuchungen üb. die Entwickelung d. Urogenitalsystems beim Hühnchen.* Inaug. Diss. Riga, 1867.

(542) Max Braun. Das Urogenitalsystem d. einheimischen Reptilien (*Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, IV. 1877).

(543) J. Dansky u. J. Kostenitsch. Ueb. d. Entwick. d. Keimblatter u. d. Wolff'schen Ganges im Hühnerei (*Mém. Acad. Imp. Pétersbourg*, 7e série, XXVII, 1880).

(544) Th. Egli. *Beiträge zur Anat. und Entwick. d. Geschlechtsorgane.* Inaug. Diss. Zürich, 1876.

(545) E. Gasser. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte d. Allantois, der Müller'schen Gänge u. des Afters.* Frankfurt, 1874.

(546) E. Gasser. Beob. üb. d. Entstehung d. Wolff'schen Ganges bei Embryonen von Hühnern u. Gänsen (*Arch. für mikr. Anat.*, XIV. 1877).

(547) E. Gasser. Beiträge z. Entwickelung d. Urogenitalsystems d. Hühnerembryonen (*Sitz. d. Gesell. zur Beförderung d. gesam. Naturwiss.* Marburg, 1879).

(548) C. Kupffer. Untersuchung über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtssystems (*Archiv für mikr. Anat.*, II. 1866).

(549) A. Sedgwick. Development of the kidney in its relation to the Wolffian body in the Chick (*Quart. J. of micros. Science*, XX. 1880).

(550) A. Sedgwick. On the development of the structure known as the glomerulus of the head-kidney in the Chick (*Quart. J. of micros. Science*, XX. 1880).

(551) A. Sedgwick. Early development of the Wolffian duct and anterior Wolffian tubules in the Chick; with some remarks on the vertebrate excretory system (*Quart. J. of micros. Science*, XXI. 1881).

(552) M. Watson. The homology of the sexual organs, illustrated by comparative anatomy and pathology (*Journal of Anat. and Phys.*, XIV. 1879).

(553) E. H. Weber. *Zusätze z. Lehre von Baue u. d. Verrichtungen d. Geschlechtsorgane.* Leipzig, 1846.

Voyez aussi Remak (No 302), Foster et Balfour (No 295), His (No 297), Kölliker (No 298).

ORGANES SEXUELS

(554) G. Balbiani. *Leçons sur la génération des Vertébrés.* Paris, 1879.

(555) F. M. Balfour. On the structure and development of the Vertebrate ovary (*Quart. J. of Micr. Science*, XVIII).

(556) E. van Beneden. De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire, etc. (*Bull. Ac. roy. belgique*, XXXVII, 1874).

(557) N. Kleinenberg. Ueb. d. Entstehung d. Eier b. Eudendrium (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXXV. 1881).

(558) H. Ludwig. Ueb. d. Eibildung im Thierreiche (*Arbeit. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, I. 1874).

(559) C. Semper. Das Urogenitalsystem d. Plagiostomen, etc. (*Arbeit. a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, II. 1875).

(560) A. Weissmann. Zur Frage nach dem Ursprung d. Geschlechtszellen bei den Hydroiden (*Zool. Anzeiger*, No. 55. 1880).

Voyez aussi O. et R. Hertwig (No 271), Kölliker (No 298), etc.

TUBE DIGESTIF ET SES ANNEXES

(561) B. Afanassiew. Ueber Bau u. Entwicklung d. Thymus d. Säugeth. (*Archiv f. mikr. Anat.* Bd. XIV. 1877).

(562) Fr. Boll. *Das Princip d. Wachsthums.* Berlin, 1876.

(563) E. Gasser. Die Entstehung d. Cloakenöffnung bei Hühnerembryonen (*Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth.* 1880).

(564) A. Götte. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Darmkanals im Hühnchen.* 1867.

(565) W. Müller. Ueber die Entwickelung der Schilddrüse (*Jenaische Zeitschrift*, VI. 1871).

(566) W. Müller. Die Hypobranchialrinne d. Tunicaten (*Jenaische Zeitschrift*, VII. 1872).

(567) S. L. Schenk. Die Bauchspeicheldrüse d. Embryo (*Anatomisch-physiologische Untersuchungen*. 1872).

(568) E. Selenka. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte d. Luftsäcke d. Huhns (*Zeit. f. wiss. Zool.* 1866).

(569) L. Stieda. *Untersuch. ub. d. Entwick. d. Glandula Thymus, Glandula thyroidea, u. Glandula carotica.* Leipzig, 1881.

(570) C. Fr. Wolff. De formatione intestinorum (*Nov. Comment. Akad. Petrop.* 1766).

(571) A. Wölfler. *Ueb. d. Entwick. u. d. Bau d. Schilddrüse.* Berlin, 1880.

Voyez aussi Kölliker (298), Götte (296), His (232 et 297), Foster et Balfour (295), Balfour (292), Remak (302), Schenk (303), etc.

Dents.

(572) T. H. Huxley. On the enamel and dentine of teeth (*Quart. J. of Micros. Science*, III. 1855).

(573) R. Owen. *Odontography*. London, 1840-1845.

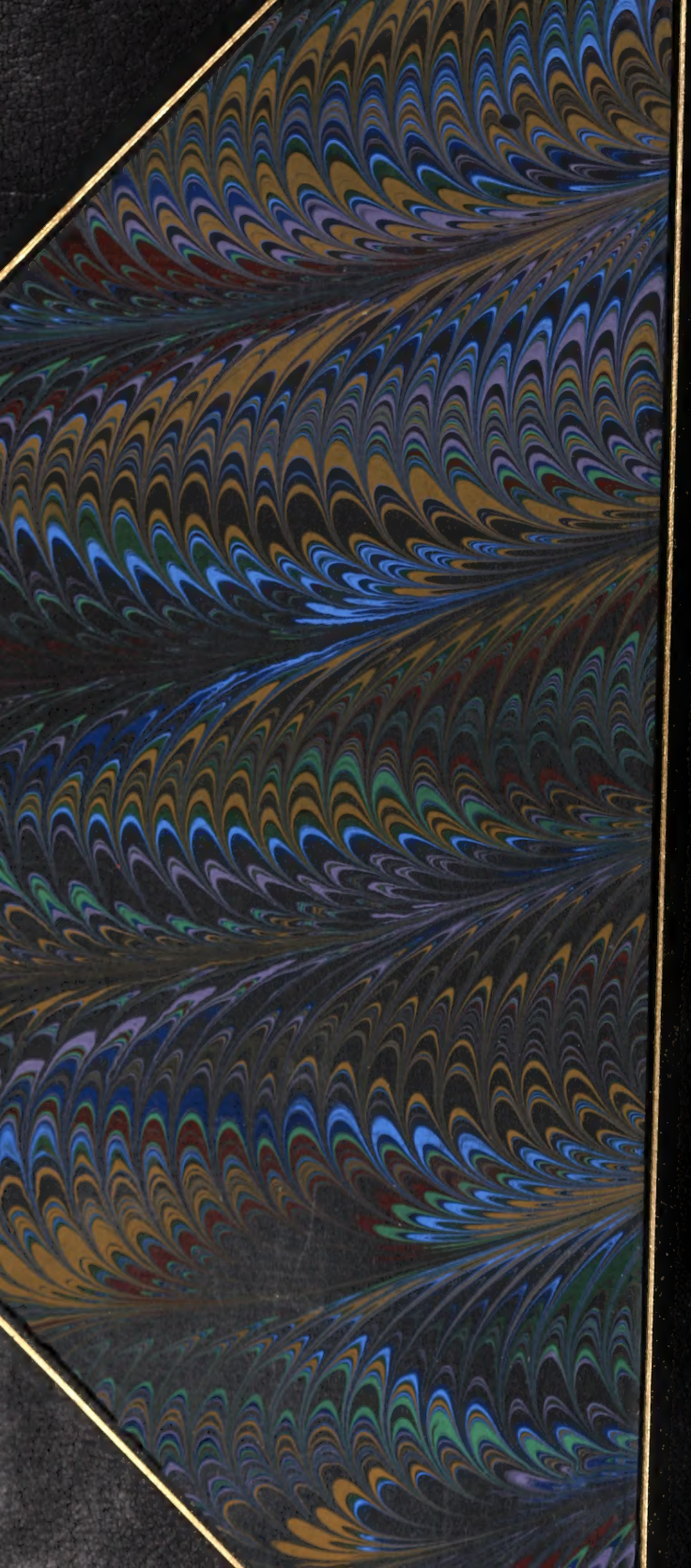
(574) Ch. S. Tomes. *Manual of dental anatomy, human and comparative*, London, 1876. Trad. franç., Paris, 1880.

(575) Ch. S. Tomes. On the development of teeth (*Quart. J. of Micros. Science*, XVI. 1876).

(576) W. Waldeyer. Structure and development of teeth (*Stricker's Histology*. 1870).

Voyez aussi Kölliker (298), Gegenbaur (294), Hertwig (306), etc.

FIN DU TOME SECOND.

Paris. — Imprim. Typ. Chaix.

HAND BOUND BY
TALIN BOOKBINDERY
CAPE COD